FIRM/S88

Synopsis FAO sur les pêches, N° 88
(Distribution restreinte)

FIRM/S88
SAST - Moule 3,16(10),028,08

LIBRARY
AUG 16 1973
FISH & WILDLIFE SERVICE

EXPOSÉ SYNOPTIQUE DES DONNÉES BIOLOGIQUES SUR LA MOULE

Mytilus galloprovincialis (Lamarck 1819)

FAO
fish.
synop.
no. 88

ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE
ROME, 1973

DOCUMENTS OF THE FISHERY RESOURCES DIVISION OF FAO DEPARTMENT OF FISHERIES

Documents which are not official FAO publications are issued in several series. They are given a restricted distribution and this fact should be indicated if they are cited. Most of them are prepared as working papers for meetings, or are summaries of information for use of Member Governments, organizations, and specialists concerned. These series are the following:

FAO Fisheries Report FIR/R (No.)
FAO Rapports sur les pêches
FAO Informes de pesca

Special groups of synopses are identified by symbols followed by classification numbers based on indexed code of " ASFA ":

SAST Data concerning certain species and fish stocks

MAST Information on methods and subjects

OT Oceanographic data

IT Limnological data

and

CART Information concerning fisheries and resources of certain countries and regions (FID/S)

DOCUMENTS DE LA DIVISION DES RESSOURCES HALIEUTIQUES DU DÉPARTEMENT DES PÊCHES DE LA FAO

Des documents qui ne figurent pas parmi les publications officielles de la FAO sont publiés dans diverses séries. Ils font seulement l'objet d'une distribution restreinte, aussi convient-il de le préciser lorsque ces documents sont cités. Il s'agit le plus souvent de documents de travail préparés pour des réunions, ou de résumés d'information à l'intention des gouvernements des pays membres, ainsi que des organisations et spécialistes intéressés. Ces séries sont les suivantes:

FAO Fisheries Circular FIR/C (No.)

Des catégories spéciales de synopsis sont identifiées à l'aide de symboles suivis des chiffres de classification basés sur le code d'indexation de la « ASFA »:

SAST Données sur certaines espèces et populations de poissons

MAST Renseignements sur des méthodes et des sujets

OT Données océanographiques

IT Données limnologiques

et

CART Renseignements sur les pêcheries et les ressources de certains pays et régions (FID/S)

DOCUMENTOS DE LA DIRECCION DE RECURSOS PESQUEROS DEL DEPARTAMENTO DE PESCA DE LA FAO

Esta Dirección publica varias series de documentos que no pueden considerarse como publicaciones oficiales de la FAO. Todos ellos tienen distribución limitada, circunstancia que debe indicarse en el caso de ser citados. La mayoría de los títulos que figuran en dichas series son documentos de trabajo preparados para reuniones o resúmenes de información destinados a los estados miembros, organizaciones y especialistas interesados. Estas series son las siguientes:

FAO Fisheries Synopsis FIR/S (No.)
Synopsis FAO sur les pêches
Sinopsis FAO sobre la pesca

Grupos especiales de sinopsis se distinguen con las siglas siguientes, seguidas por números de clasificación que se basan en las claves de los índices de la «ASFA»:

SAST Datos relativos a ciertas especies y poblaciones

MAST Sinopsis sobre métodos y materias

OT Sinopsis sobre oceanografía

IT Sinopsis sobre limnología

y

CART Información sobre los recursos acuáticos vivos de algunos países y regiones (FID/S)

FAO Fisheries Technical Paper FIRT/T (No.)
Documents techniques FAO sur les pêches
Documentos técnicos de la FAO sobre la pesca

Special groups of Technical Papers are identified by:

RE Indexed lists of experts and institutions drawn from Registers maintained by the Fishery Resources Division

CB Lists of periodicals, special sections of " Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA)," special bibliographies and papers concerning documentation problems

MFS Provisional editions of " FAO Manuals in Fisheries Science "

Some documents also have another identification, if, for example, they have been contributed to a meeting for which papers have been numbered according to another system.

Des catégories spéciales de documents techniques sont identifiées à l'aide des symboles suivants:

RE Listes indexées d'experts et institutions tirées des registres tenus à jour par la Division des ressources halieutiques

CB Listes de périodiques, des sections spéciales de la « Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA)», des bibliographies particulières et des articles sur les problèmes de documentation

MFS Editions provisoires des « Manuels FAO de science halieutique »

Certains documents portent parfois d'autres numéros d'identification, par exemple s'ils ont été préparés pour une réunion dont les documents ont été marqués à l'aide d'un autre système.

Grupos especiales de documentos técnicos se identifican por las siglas siguientes:

RE Listas índices de expertos y de instituciones tomadas de los registros que se llevan en la Dirección de Recursos Pesqueros

CB Listas de periódicos, secciones especiales de la « Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA)», bibliografías especiales y trabajos relativos a los problemas de documentación

MFS Ediciones provisionales de los « Manuales de la FAO de Ciencias Pesqueras »

Algunos documentos tienen también otra identificación si, por ejemplo, son contribuciones a una reunión cuyos documentos han sido marcados con arreglo a otros sistemas.

Synopsis FAO sur les pêches, No. 88 FIRM/S88
(Distribution restreinte) SAST - Moule 3,16(10),028,08

EXPOSE SYNOPTIQUE DES DONNEES BIOLOGIQUES

SUR LA MOULE

Mytilus galloprovincialis (Lamarck 1819)

(Atlantique et Méditerranée)

Préparé par

Pierre Lubet

Professeur de Zoologie à l'Université de Caen
Directeur de la Station de Biologie Marine de Luc-sur-Mer
Caen, France

FAO
fish.
synop
no. 88

ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE

Rome, janvier 1973

Library
NOAA, National Marine Fisheries Service
SWFC Honolulu Laboratory F/SWC2
2570 Dole Street
Honolulu, HI 96822-2396

PREPARATION DE CETTE ETUDE SYNOPTIQUE

Ce document, première étude synoptique de données biologiques sur les mollusques marins d'importance commerciale, a été préparé selon le modèle annoté pour les études synoptiques sur les données relatives aux espèces et aux stocks (Fisheries Synopsis No. 1, Revision 1, 1965), modifié par l'auteur pour répondre aux besoins particuliers de cette analyse synoptique des espèces de mollusques.

L'objectif majeur de cette étude est de réunir les données existantes sur l'histoire naturelle de la moule (Mytilus galloprovincialis) et d'attirer l'attention sur les principales lacunes relative à la connaissance de cette espèce.

L'auteur exprime sa vive gratitude à M. le Professeur Lucas (Université de Brest) qui l'a autorisé à publier ses photos originales sur le développement larvaire de la moule; à M. Mazière, Chef du laboratoire de l'ISTPM (Luc-sur-Mer), qui a revu et complété la rédaction des chapitres concernant la protection et l'organisation sanitaires; à M. le Professeur Bouillon (Université libre de Bruxelles), qui lui a communiqué des documents intéressants; à M. Streiff, Professeur à l'Université de Caen et aux Docteurs Fischer et Mistakidis (Division de ressources halieutiques de la FAO, Rome) qui ont bien voulu revoir le manuscrit.

Distribution:

Département des pêches de la FAO
Fonctionnaire régionaux des pêches de la FAO
Conseils et Commissions régionaux des pêches
Sélecteur SM
Auteur

Référence bibliographique:

Lubet, P. (1973)
Synop.FAO Pêches, (88):pag.var.
Exposé synoptique des données biologiques sur la moule Mytilus galloprovincialis (Lamarck 1819) Atlantique et Méditerranée)
(Synopsis of biological data on the mussel Mytilus galloprovincialis (Lamarck 1819)(Atlantic and Mediterranean)

ANE. ASE. Taxonomy, nomenclature. Morphology. Distribution. Ecology. Behaviour. Bionomics and life histories. Feeding, growth. Population dynamics. Predators, parasites. Exploitation, culture. Protection, hygiene, pollution. Bibliographies.

TABLE DES MATIERES

		Page
1	IDENTITE	1:1
1.1	Nomenclature	1
1.11	Nom spécifique valable	1
1.12	Synonymie objective	1
1.2	Taxonomie	1
1.21	Affinités	1
1.22	Statut taxonomique	6
1.23	Sous-espèces	8
1.24	Noms communs et vernaculaires de Mytilus galloprovincialis	8
1.3	Morphologie	8
1.31	Morphologie externe (jeunes et adultes)	8
1.32	Cytomorphologie	11
1.33	Spécificité protéique	11
2	DISTRIBUTION	2:1
2.1	Délimitation de l'aire totale de distribution et caractère écologiques de cette aire	1
2.2	Distribution différentielle	1
2.21	Pontes, larves et individus juvéniles	1
2.22	Adultes	2
2.3	Facteurs déterminant les changements de distribution	2
2.4	Hybridation*	
3	BIOLOGIE	3:1
3.1	Reproduction	1
3.11	Sexualité	1
3.12	Maturité	1
3.13	Fécondation	1
3.14	Gonades	1
3.15	Libération des produits sexuels	3
3.16	Pontes	4
3.2	Embryologie, vie larvaire et juvénile	4
3.21	Phase embryonnaire	4
3.22	Stades larvaires	4
3.23	Phase juvénile	6
3.3	Phase adulte	6
3.31	Longévité	6
3.32	Résistance	6
3.33	Compétiteurs	6
3.34	Prédateurs	6
3.35	Parasites	7
3.36	Commensaux et espèces associés	7

		Page
3.4	Nutrition et croissance	3:7
3.41	Prise de nourriture	7
3.42	Nourriture	8
3.43	Croissance	8
3.44	Métabolisme et endocrinologie	9
3.5	Comportement	9
3.51	Migrations et mouvements locaux	9
3.52	Réponses à des stimuli	9
4	POPULATION	4:1
4.1	Structure	1
4.11	Sex ratio	1
4.12	Ages et tailles dans la population	1
4.2	Densité et productivité	1
4.3	Recrutement et reconstitution du stock	1
4.31	Implantation des jeunes classes	1
4.32	Facteurs affectant l'implantation du naissain	2
4.4	Mortalité et morbidité	2
4.5	Dynamique des populations*	
4.6	La population dans la communauté	2
5	EXPLOITATION: LA MYTILICULTURE	5:1
5.1	Types d'exploitation	1
5.11	Bouchots	1
5.12	Les pontons ou parcs flottants	1
5.13	Les parcs	1
5.2	Techniques de la culture sur cordes	1
5.21	Récolte du naissain	1
5.22	Confection des cordes et repiquages	2
5.23	Epuration	2
5.24	Rendements	4
5.25	Matériel investi	4
6	PROTECTION ET ORGANISATION DU CONTROLE SANITAIRE	6:1
6.1	Mesures législatives	1
6.11	Protection des gisements naturels	1
6.12	Implantation des établissements mytilicoles	1
6.2	Protection contre les pollutions	1
6.21	Effluents	1
6.22	Pollutions chimiques	2
6.23	Pollutions bactériologiques	2
8	REFERENCES	:1

* L'auteur ne disposant pas d'information sur ces sujets, ceux-ci n'ont pas été traités ici.

1 IDENTITE

1.1 Nomenclature

1.11 Nom spécifique valable

Mytilus galloprovincialis (Lamarck), 1819 in Lamarck, Animaux sans vertèbres, t. 6, (1ère partie), p. 126 - 1819.

"M. testa oblongo-ovali, superne dilatato-compressa; angulo-anticali infero; postico latere basi timidalo. Habite dans la Méditerranée, près de Martigues en Provence. Mus. Paris. Elle vient de la moule angulaire et de la moule comestible et en est également distincte. Dents cardinales nulles. Couleur bleue. Longueur 70 mm."

1.12 Synonymie objective

Mytilus ungulatus (Linné) 1758 pourrait posséder l'antériorité. Il a été employé par quelques auteurs (Donovan, 1805; Risso, 1826) pour M. galloprovincialis. Mais Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus (1898) ayant étudié les deux échantillons de Linné (M. ungulatus) se sont aperçu que l'un d'entre eux pouvait être rapporté à M. edulis de forme aberrante, et l'autre à M. galloprovincialis. L'espèce définie par Linné en 1758 sous le nom de M. ungulatus n'est donc pas valable.

L'espèce décrite par Lamarck possède donc l'antériorité au point de vue systématique.

1.2 Taxonomie

1.21 Affinités

- Supragénérique

La classification qui a été adoptée a été proposée par Franc (1960) in Traité de Zoologie. Nous y avons emprunté la définition de la superfamille et de la famille.

Phylum Mollusca
Classe Bivalvia
Ordre Filibranchiata
Superfamille
Mytiloïdea (Rafinesque, 1815).

"Sommets en général antérieurs ou subantérieurs. Valves souvent allongées, rétrécies en avant, à l'intérieur nacré ou non. Ligament presque toujours externe, en arrière des umbos. Charnière édentulée ou peu denticulée. Branchies à filaments séparés. Adducteur antérieur bien développé ou très petit, rarement absent. Pied allongé; byssus à nombreux filaments en général. Statocystes ouverts à grains de sable. Gonade envahissant le manteau."

- Famille Mytilidae (Rafinesque 1815)

"Coquille légère, lisse ou sculptée radiairement; périostracum lisse, lamelleux ou hérissé de soies. Bord ventral à ouverture byssale centrale; intérieur plus ou moins nacré. Byssus parfois très développé pouvant servir de "nid". Lames branchialies parfois assez inégales. La cavité branchiale peut présenter une extension dorsale jusqu'au dos du péricarde; siphons absents ou présents courts. Manteau pourvu de glandes particulières chez les espèces perforantes. Adducteur antérieur plus ou moins déplacé ventralement en entraînant ou non l'orifice buccal. Ventricule du coeur toujours traversé par le rectum. Statocystes généralement ouverts et superficiels; des yeux "branchiaux" existent chez les espèces littorales. Sexes séparés."

- Générique

Genre Mytilus (Rondelet) Linné. (Linné, 1758, Systema naturae, Regnum animale Ed. X. p. 704 et 1767).

Les anciens auteurs grecs et latins désignaient les moules ou formes affinés sous le nom de μυτίλος, mitilus, mytilus ou mitylus, terme repris en 1554 par Rondelet. En 1758, le genre Mytilus est créé par Linné, mais cet auteur lui donne un sens beaucoup trop large. Successivement Lamarck (1819), Flemming (1828), Reeve (1858), Locard (1886) réduisent le genre à ses dimensions actuelles.

- Diagnose

Mytilidae à coquilles équivalves, inéquilatérales, cunéiformes en avant à crochets terminaux. Dents cardinales en nombre variable, petites ou obsolètes. Coquille légèrement ouverte pour le passage du byssus. Muscle adducteur antérieur déplacé ventralement, réduit, muscle adducteur postérieur bien développé. Insertions des rétracteurs du pied et du byssus, dorsales et bien visibles à l'intérieur des valves. Type Muséum d'Histoire Naturelle - Paris, un individu de petite taille (18 x 12 mm) et un de grande taille (70 x 40 mm). Ce dernier a été représenté par Locard in Bull. Soc. Mal. France - Pl. V, fig. 2, t. VI - 1889.

- Principales espèces

Mytilus edulis Linné - 1758: Mer Blanche, Mer du Nord, Baltique, Atlantique Nord, côtes de l'Europe, de l'Afrique du Nord (Maroc), de l'Amérique du Nord (Groenland jusqu'à la Caroline du Nord), Méditerranée, Adriatiaque, Mer Noire.

Mytilus edulis diegensis Coe - 1945: Soot-Ryen (1955) réunit cette espèce à la précédente: côtes Pacifiques de l'Amérique du Nord, de l'Océan Arctique à la basse Californie et de l'Amérique du Sud (Chili = M. chilensis Hupé), côte Atlantique de l'Amérique du Sud et de la Terre de Feu à l'estuaire de la Plata (M. platensis Orbigny), Iles Kerguelen (M. desolationis Lamy), Australie et Nouvelle Zélande (M. planulatus Lmk).

Soot-Ryen (1955) considère que certaines formes californiennes (M. diegensis Coe) ont de grandes affinités avec M. galloprovincialis Lmk.

Mytilus galloprovincialis Lamarck - 1819: Méditerranée, Mer Noire, Adriatique, Atlantique (côtes du Maroc, d'Espagne, du Portugal, de France), Manche (côtes de France et d'Angleterre).

Mytilus grayanus Dunker - 1943: Japon, Chine.

- Spécifique

Mytilus galloprovincialis Lamarck
(Lamarck, 1819, Animaux sans vertèbres, t. 6 (1ère partie - p. 126)
Description voir ci-dessus (1.11).
Localité Martigues - Méditerranée.

- Diagnose

Coquille allongée, subquadrangulaire et équivalve, de couleur violacée à brun-fauve, ornée de fines stries d'accroissement et à periostracum adhérent. Crochet terminal légèrement incurvé vers l'avant et pointu. La surface ventrale des valves est légèrement aplatie au niveau et juste en arrière du plateau cardinal. Bord ventral droit jamais concave, bord postérieur bien arrondi et formant une courbure régulière avec le bord dorsal qui peut être parallèle avec le bord ventral. Le bord ligamentaire forme un angle saillant, surtout chez les jeunes individus, avec le bord dorsal. Intérieur des valves lisse, gris bleuâtre, avec une zone périphérique noirâtre et une région umbonale d'un blanc opaque. Ligament peu épais, interne; charnière pourvue de trois ou quatre petits denticules (légèrement moins étalée que chez M. edulis). Insertion du muscle adducteur antérieur ventrale, de très faible taille (plus petite que chez M. edulis). Adducteur postérieur bien développé. Muscles rétracteurs du pied et du byssus à empreintes adjacentes entre elles et avec celle de l'adducteur postérieur. Bord du manteau de couleur violette ou violet-pourpre (jaunâtre chez M. edulis).

- Synonymie

La synonymie de cette espèce est difficile car beaucoup de chercheurs ont considéré que Mytilus galloprovincialis n'était qu'une variété de M. edulis. Par ailleurs, les auteurs n'ont pas adopté le nom de M. ungulatus de Linné car les deux spécimens rangés par Linné dans cette espèce peuvent être rapportés d'après Bucquoy (1887), l'un à M. edulis et l'autre à M. galloprovincialis. L'espèce définie par Linné sous le nom de M. ungulatus n'a donc aucune existence réelle.

Mytilus galloprovincialis (Lamarck), 1819.

Lamarck, 1819. Animaux sans vertèbres. t.6 (1ère partie), p. 126.
Costa, 1829. Catalogo sistematico e ragionato dei Testacei delle due Sicilie, Napoli, p. 58.
Philippi, 1836. Enumeratio Molluscorum Siciliae. t I, p. 72, pl.5, fig. 12-13.
Forbes, 1843. Report on the Mollusca and Radiata of Aegean Sea...., p. 145.
Requiem, 1848. Coquilles de Corse, p. 30.
Sowerby, 1859. Illustrated index of British Shells..., p. 7, fig. 20.
Nobre, 1884. Moluscos marinhos de Nordeste de Portugal, p. 21.
Locard, 1886. Catalogue général des Mollusques vivants de France. Mollusques marins, p. 496-97.
Bucquoy, Dautzenberg, Dollfus, 1898. Les Mollusques marins du Roussillon. t.2 (fasc. I), p. 133, pl. 25, fig. 1-4 (type) 5-13 (var).

Mytilus edulis Linné (pars. auct.)

Linné, 1758. Systema naturae, Regnum animale Ed. X, p. 705, No. 215.
Linné, 1767. Ibid, Ed. XII, p. 1157, No. 253.
Poli (non Linné), 1795. Testacea utrisque Siciliae, eorum que historia et anatome tabulis aeneis illustrata, Parmae, t. 2, p. 194, pl. 31, fig. 1-13.
Scacchi (non Linné), 1836. Catalogues Conchyliorum regno Neapolitani, Naples, p. 4.
Forbes et Hanley (non Linné), 1853. British Mollusca, pl. 28, fig. 1-2.
Hidalgo (non Linné), 1870. Moluscos marinos de España, Portugal y los Baleares Madrid, pl. 25, fig. 1-5.

Mytilus edulis Linné var. galloprovincialis Lamarck

Jeffreys (non Linné), 1863. British Conchyology, t. 2, p. 105.
Weinkauff (non Linné), 1867. Die Conchylien des Mittelmeeres Cassel., t. 1, p. 225.

Mytilus ungulatus Linné

Linné, 1758. Systema naturae, Regnum animale Ed. X, p. 705, No. 216.
Linné, 1767. Ibid, Ed. XII, p. 1157 No. 254.
Donovan (non Linné), 1805. British Shells, t. 4, pl. 127, No. 2.
Risso (non Linné), 1826. Histoire naturelle de l'Europe Méridionale, t. 4, p. 322.
Locard, 1886. Catalogue général des Mollusques vivants de France. Mollusques marins, p. 498.

Mytilus sagittatus Poli

Poli, 1795. Testacea utrisque Siciliae,... t. 2, p. 208, pl. 23, fig. 2-3
Risso, 1826. Histoire naturelle de l'Europe Méridionale, t. 4, p. 322.

Mytilus flavus Poli

Poli, 1795. Testacea utrisque Siciliae,... t. 2, p. 107, pl. 32, fig. 4.
Reeve, 1858. Conchyol. Icon., pl. 1, fig. 1

Mytilus hesperianus Lamarck

Lamarck, 1819, Animaux sans vertèbres, t. 4 (1ère partie), p. 127.
Payraudeau, 1826. Mollusques de Corse, p. 68, pl. 2, fig. 5.

Clef d'identification des espèces du genre Mytilus: (Figures 1-2) Domaine Méditerranéo-lusitanien.

Soot-Ryen (1955) sépare à juste titre le genre Mytilus du genre Perna, jusque là confondu avec ce dernier. Or il existe sur les côtes d'Afrique du Nord, parfois en grande abondance une moule connue sous le nom de Mytilus africanus Chemnitz = M. pictus Born qui appartient au genre Perna. Nous avons inclus sa diagnose dans cette étude.

(a) Absence de muscle adducteur antérieur, deux dents cardinales,

genre Perna Retzeius, 1788

muscles rétracteurs du pied et muscles rétracteurs du byssus formant une empreinte médio-dorsale sur la coquille, muscles rétracteurs postérieurs du byssus à empreinte bien visible et adjacente à celle de l'adducteur postérieur. Periostracum brun-fauve avec reflets verdâtres dans la région postérieure. Intérieur des valves nacré, blanc-rosé.

Perna perna (Linné) 1758

Syn.: M. africanus Chemnitz 1785
M. pictus Born

Atlantique tropical et subtropical: Maroc, Mauritanie, Sénégal, côtes de l'Amérique du Sud (Antilles, Brésil, Uruguay), Méditerranée (côtes de l'Afrique du Nord de Gibraltar au Golfe de Tunis).

(b) Charnière formée par trois ou quatre petites dents; muscle adducteur antérieur présent. Insertions des muscles rétracteurs du pied et du byssus adjacentes entre elles et à celle de l'adducteur postérieur. Periostracum violacé. Intérieur des valves gris-bleuâtre sauf dans la région umbonale qui est blanchâtre.

genre Mytilus Linné 1758

extrémité antérieure de la coquille pointue, bord ventral arrondi, bord dorsal formant un angle visible avec le bord ligamentaire, surtout chez les jeunes. Plateau cardinal tassé; surface ventrale des valves aplatie au niveau et en arrière du plateau cardinal. Petite taille du muscle adducteur antérieur. Bord du manteau violacé ou violet-pourpre.

Mytilus galloprovincialis Lamarck: Méditerranée, Adriatique, Mer Noire, côtes Atlantiques du Maroc, du Portugal, de l'Espagne, de la France, du sud-ouest du Royaume Uni (Cornouaille), Manche occidentale.

Extrémité antérieure de la coquille arrondie; bord dorsal et bord ligamentaire ne formant pas un angle saillant, bord ventral souvent concave chez les individus âgés. Plateau cardinal plus étalé; surface ventrale des valves non aplatie au niveau et en arrière du plateau cardinal. Muscle adducteur antérieur petit mais plus développé que chez M. galloprovincialis. Bord du manteau jaunâtre, faiblement pigmenté.

Mytilus edulis (Linné): Atlantique Nord - Europe et Amérique, Manche, Mer du Nord, Mer Baltique, côtes Atlantiques du Royaume Uni, de la France, de l'Espagne et du Portugal (rare). Accidentelle en Méditerranée.

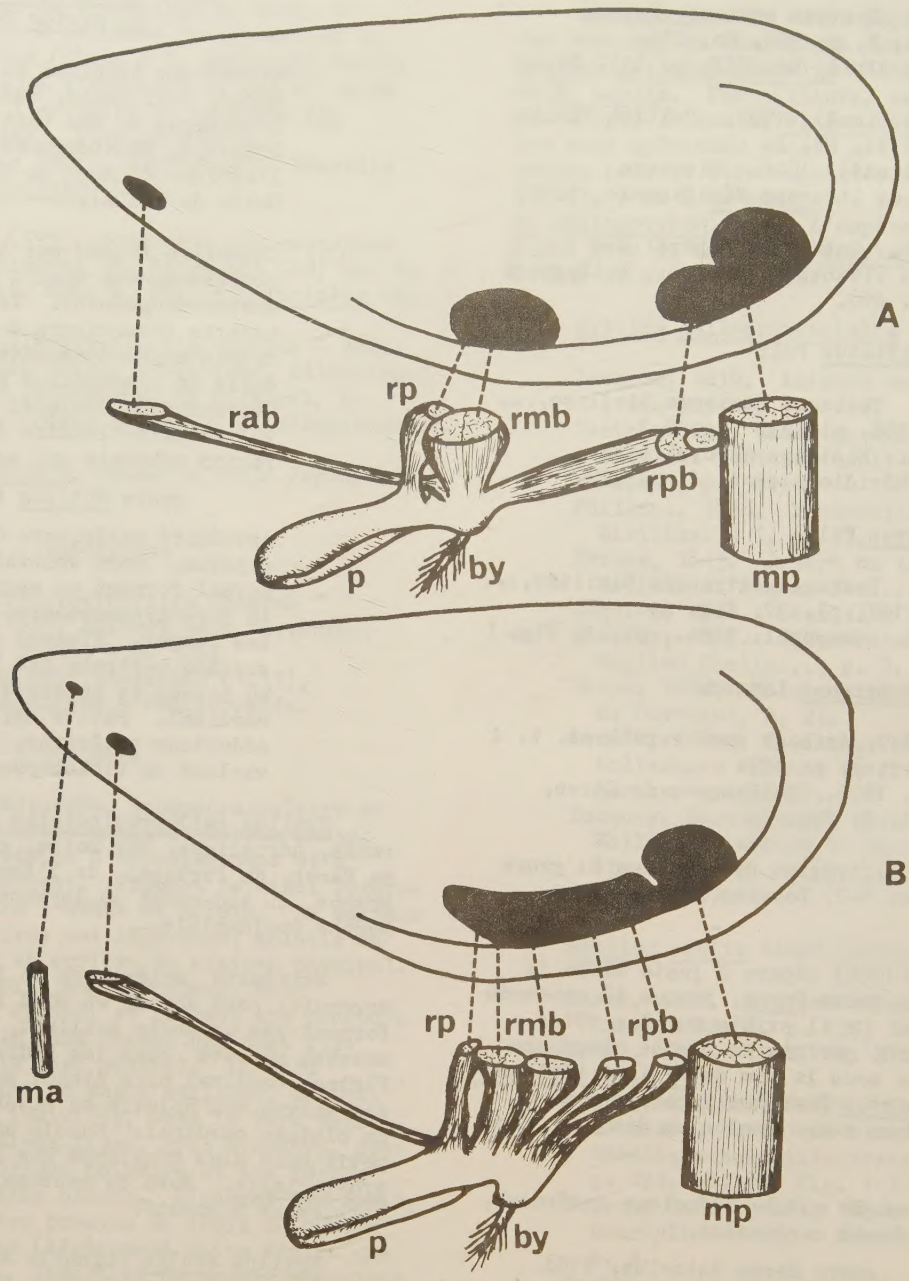


Figure 1 Disposition des insertions musculaires sur la coquille de Perna perna (a) et de Mytilus galloprovincialis (b)

ma = muscle adducteur antérieur
mp = muscle adducteur postérieur
rab = rétracteur antérieur du byssus
rmb = rétracteurs moyens du byssus
rpb = rétracteurs postérieurs du byssus
rp = rétracteur du pied

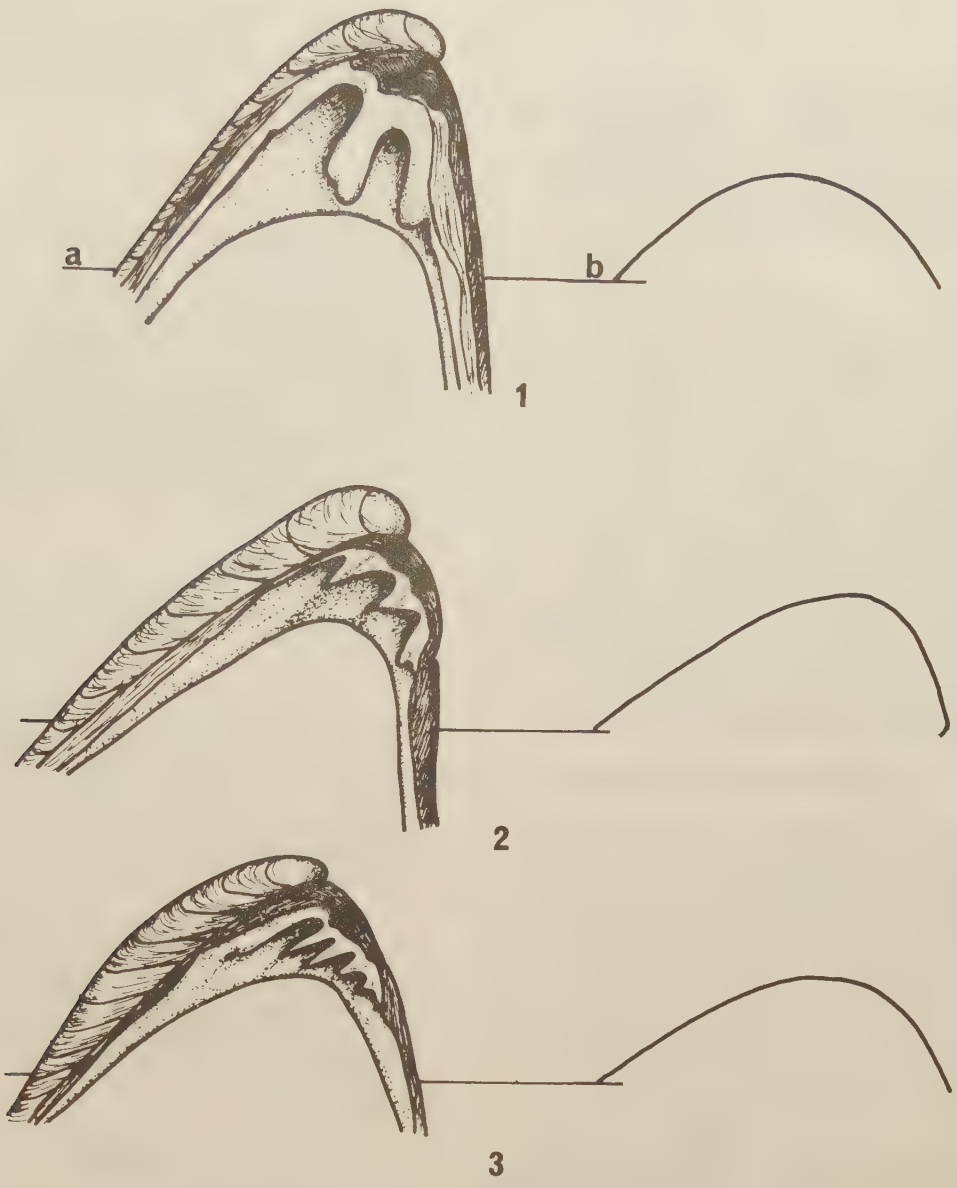


Figure 2 Charnières de la valve gauche

1 = Perna perna Linné

2 = Mytilus galloprovincialis Lamarck

3 = Mytilus edulis Linné

(ab = section transversale dans le test)

1.22 Statut taxonomique

Le problème de la séparation spécifique entre Mytilus edulis Linné et M. galloprovincialis Lmk a donné lieu à de nombreuses controverses. Dès 1884, Philippi avait souligné la difficulté de distinguer les différentes espèces du genre Mytilus divisé par Lamarck de façon abusive en 14 espèces. Costa (1845) met en évidence sur M. edulis l'extrême variabilité de la coquille et suggère que M. ungulatus Linné, M. galloprovincialis Lmk, M. unguis Poli, M. sagittatus Poli ne pourraient être que des variétés ex forma qu'il attribue aux différentes conditions de développement du mollusque.

Cette idée est reprise par de nombreux auteurs. Tout à tour, Jeffreys (1863), Weinkauff (1867), Issel (1882), Carus (1893), Piersanti (1926), Bouxin (1956), Soot-Ryen (1955) pensent que la distinction spécifique entre M. edulis et M. galloprovincialis n'est pas valable et font de cette dernière une race ou sous-espèce méditerranéenne de M. edulis (M. edulis Linné var. galloprovincialis Lmk Jeffreys 1863). Pourtant Bucquoy et al. (1898), List (1902), Pourcel (1909), Lamy (1936), Ricci (1957), Lubet (1959), Genovese (1959), Gomoiu (1968), Seed (1971) considèrent qu'il s'agit de deux espèces distinctes, bien que les différences morphologiques qui les séparent restent faibles, ce qui entraîne la difficulté d'établir une diagnose précise.

- Répartition géographique

Il convient d'abord de préciser, comme j'ai pu le montrer (Lubet, 1959) que le domaine de Mytilus galloprovincialis n'est pas strictement méditerranéen. On la trouve en grande abondance sur toutes les côtes du Portugal et de l'Espagne alors que M. edulis y est rare ou absente. Sur la côte atlantique de la France, elle est abondante à Hendaye, Biarritz, Capbreton; elle coexiste à Arcachon avec M. edulis mais devient plus rare au nord de la Gironde. On trouve pourtant de belles populations en Manche occidentale (Roscoff, Beg Léguer) mais elle devient rare en rade de Cherbourg et ne se rencontre plus qu'accidentellement en Manche orientale (Le Gall, 1969). Sur la côte ouest du Royaume Uni, Hepper (1957) rapporta à M. galloprovincialis, la "Pastdow mussel" en Cornouaille, ce qui fut admis par plusieurs chercheurs anglais (Barret et Yonge, 1958; Kitching et al., 1959; Bassindale et Clark, 1960; Ebling et al., 1960).

Les recherches de Lewis et Powel (1961), Lewis et Seed (1969), Seed (1968, 1969, 1969a et 1971) ont montré la valeur de cette découverte et précisé les caractères morphologiques, biologiques et physiologiques qui séparent M. edulis et M. galloprovincialis ("Pastdow type"); ces deux espèces existent donc sur la côte sud-ouest de l'Angleterre mais il s'agit vraisemblablement ici de la limite septentrionale atteinte par M. galloprovincialis.

Nous voyons donc que le domaine de M. edulis est franchement septentrional, alors que celui de M. galloprovincialis est méditerranéo-lusitanien, les deux espèces étant sympatriques sur les côtes atlantiques de l'Europe et en Manche occidentale.

- Morphologie

Mytilus galloprovincialis n'est pas une espèce polytypique mais présente comme M. edulis une grande variabilité ce qui a conduit les auteurs à élever à tort au rang d'espèces des variétés ex forma et ex colore. Ces variations, selon Lewis et Seed (1969), Le Gall (1969), dépendaient essentiellement de la vitesse de croissance et de la densité de la population. Chez M. galloprovincialis, les formes les plus hautes (H/L) s'observent chez les animaux à croissance rapide et parmi les populations de faible densité.

Les caractères morphologiques distinctifs entre les deux espèces ont été définis par Lewis et Seed (1969), qui les ont classé par ordre d'importance chez M. galloprovincialis:

Petite taille de l'empreinte du muscle adducteur antérieur; couleur violette ou pourpre du bord du manteau; la forme et la petite taille du plateau cardinal; l'extrémité antérieure pointue; le profil transversal et l'aplatissement de la surface ventrale à l'endroit du plateau cardinal et juste en arrière de celui-ci; la bordure dorsale arrondie de la coquille.

Lubet (1959), Le Gall (1969) ont montré que lorsque deux espèces coexistent dans une même population, l'étude de la biométrie des individus permet de les séparer, avec certitude (H/L - e/L) (Figure 3). Ces comparaisons biométriques n'ont de valeur que pour une même station.

- Biologie, Physiologie, Biochimie

Différents caractères tirés de l'étude comparée de la biologie, physiologie et biochimie de ces deux espèces permettent également de les séparer.

Lorsque M. edulis et M. galloprovincialis se rencontrent dans les mêmes biocoenoses et qu'elles sont soumises aux mêmes facteurs du milieu, Lubet (1959) puis Seed (1971) ont pu montrer que les séquences du cycle sexuel étaient différentes chez les deux espèces. La durée de la phase de repos sexuel est plus courte

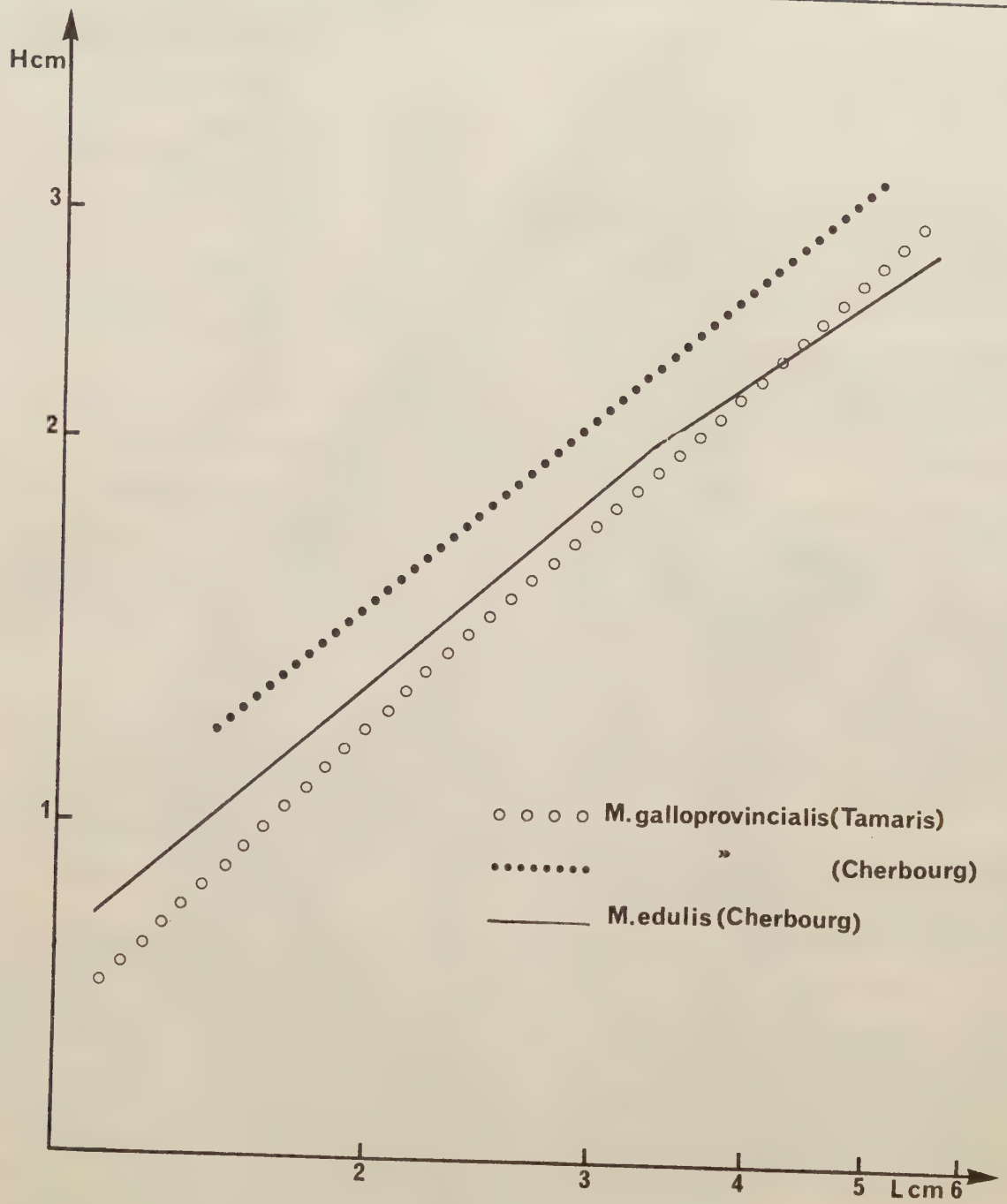


Figure 3 Etude de la croissance relative de Mytilus edulis Linné et M. galloprovincialis Lamarck

(L = longueur, H = hauteur) (coordonnées logarithmiques)

chez M. galloprovincialis qui reprend son activité génitale avant celle de M. edulis. Les dates d'émissions des gamètes ne coïncident pas; la maturité printannière et estivale de M. galloprovincialis est plus tardive que celle de M. edulis.

Ce comportement réduit les chances éventuelles d'hybridation entre les deux espèces qui ont le même nombre de chromosomes (voir 1.32). En effet, l'hybridation est possible; Lubet (1959) puis Seed (1971) ont pu la réaliser et obtenir des véligères viables.

Leur comportement vis-à-vis du commensal Pinnotheres pisum est également intéressant, Seed (1971) ayant pu montrer que dans une même station, le taux d'infestation par ce crabe était beaucoup plus fort pour M. edulis que pour M. galloprovincialis.

La consommation d'oxygène chez M. edulis croît de façon exponentielle en fonction de la température jusque vers 20°C puis décroît rapidement au-dessous de cette température. Chez M. galloprovincialis (Lubet et Lunetta, 1964; Lubet et Chappuis, 1967), on note le même phénomène mais l'accroissement de la respiration se poursuit jusque vers 25°C. L'étude comparée du rythme cardiaque en fonction de la température permet également de les séparer (Lubet et Chappuis, 1966), M. galloprovincialis ayant toujours un rythme plus bas pour une température donnée que M. edulis; le rythme maximum étant obtenu pour des températures différentes.

Enfin, Seed (1971) a pu mettre en évidence des différences biochimiques discrètes mais importantes entre M. edulis et M. galloprovincialis en étudiant la composition des protéines du muscle adducteur postérieur.

- Conclusion

L'ensemble des recherches morphologiques, biométriques, biologiques, physiologiques plaident de plus en plus en faveur d'une séparation entre M. edulis et M. galloprovincialis. On peut donc suggérer comme nous l'avions déjà proposé (Lubet, 1959) qu'il s'agit de deux espèces distinctes ou de deux races génétiquement distinctes d'une même super-espèce.

1.23 Sous-espèces

Il n'existe pas de sous-espèces valables de Mytilus galloprovincialis.

1.24 Noms communs et vernaculaires de Mytilus galloprovincialis

Bulgarie	Cherna mida
Chypre	Mydia
Espagne	Mejillón
France	Moule, Charron, Moule d'Espagne
Italie	Mitilo
Malte	Masklu
Maroc	Moule
Portugal	Mexillon
Roumanie	Midie
Royaume Uni	Mussel, Pastdow mussel
Tunisie	Tamr bahr
Turquie	Midye
U.R.S.S.	Midia
Yougoslavie	Dagrija

1.3 Morphologie

1.31 Morphologie externe (jeunes et adultes)

Nous renvoyons à la morphologie de List (1902) pour la morphologie interne mais nous avons cru nécessaire de situer les principaux organes sur la Figure 4.

- Coquille

Sa description a été donnée ci-dessus (voir diagnose 1.21). Sa croissance est allométrique, ce qui permet de la séparer nettement de Mytilus edulis lorsque ces deux espèces coexistent (Lubet, 1959; Genovese, 1959; Gomoiu, 1968; Lewis et Seed, 1969; Le Gall, 1969).

- Manteau

Il est ouvert sur le bord ventral mais soudé au niveau de l'adducteur antérieur et forme un ostium, orifice exhalent. Son bord libre est fortement coloré en violet ou violet-pourpre; son épaisseur, sa couleur varient en fonction des étapes du cycle sexuel de la gonade qui envahit le manteau chez les Mytilidés. J'ai pu distinguer, en reprenant et complétant le travail de Chipperfield (1953), un certain nombre de stades morphologiques fondés sur l'examen du manteau et commodes pour la connaissance de l'activité génitale (Lubet, 1959). Toutefois, la couleur propre de la gonade et le dessin des tubules peuvent être masqués par des pigments qui s'accumulent dans l'épithélium du manteau. Il est donc recommandé de compléter ces observations microscopiques par des biopsies (examens de frottis du manteau et de la masse viscérale). Ces stades sont fondés non seulement sur l'aspect du manteau mais aussi sur des recherches histologiques, cytologiques et physiologiques (Lubet, 1959) (voir 3.1).

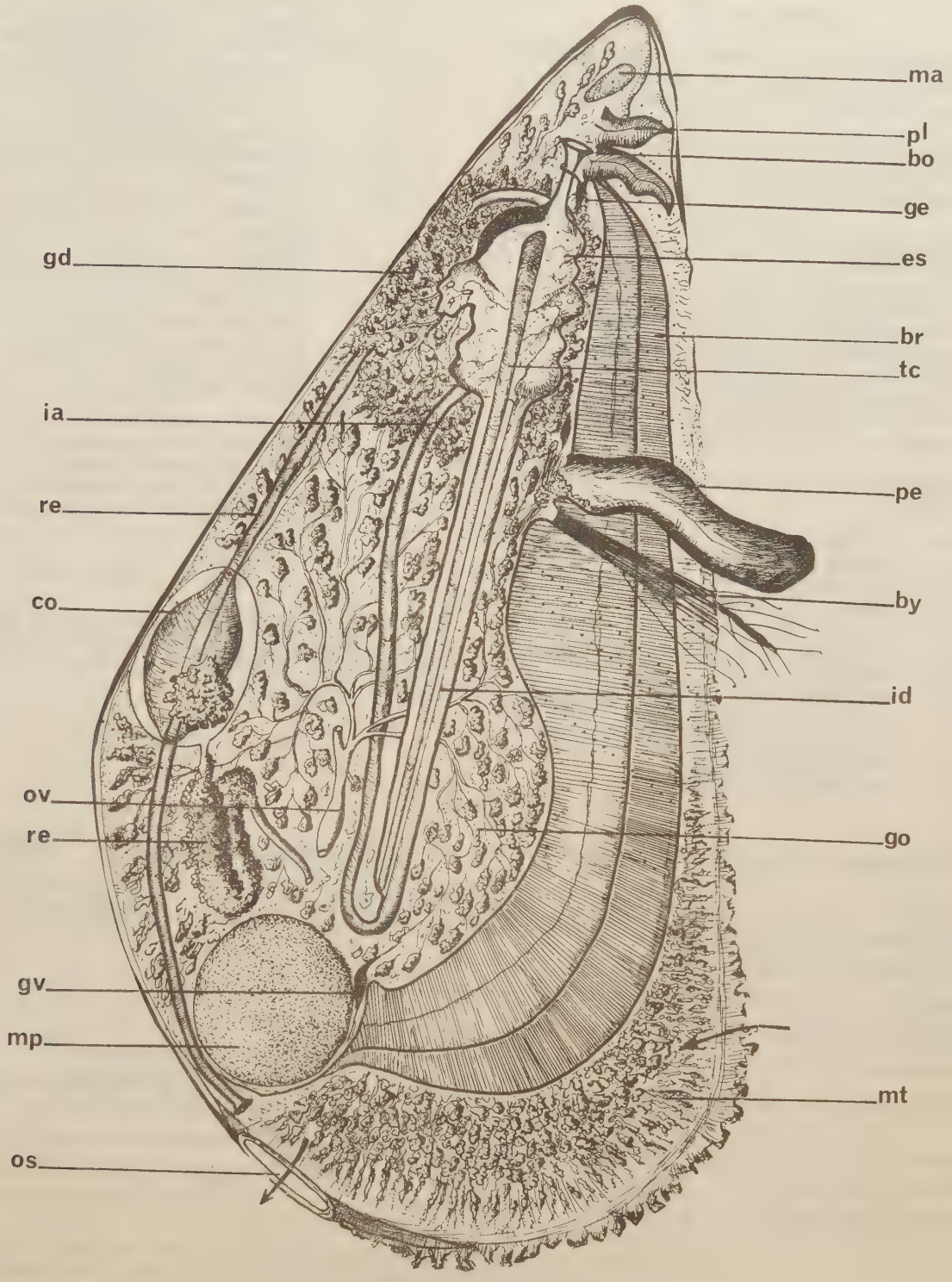


Figure 4 Anatomie de Mytilus galloprovincialis Lamarck

br = branchie; by = byssus; co = péricarde et coeur; es = estomac; gc = g. cérébroïdes; gd = glande digestive; go = gonade; gv = g. viscéraux; ia = intestin postérieur ascendent; id = intestin antérieur descendant; ma = muscle adducteur antérieur; mp = muscle adducteur postérieur; ov = oviducte ou spermiducte; pe = g. pédieux; pl = palpes labiaux; re = rectum; tc = tige cristalline.

- Stades

Stades 0: manteau de forte épaisseur, blanc-jaunâtre ou ivoire, sans dessins de tubules gonadiques: repos sexuel.

Stade I: des tubules gonadiques formant un fin réseau apparaissent: début de la gamétogénèse.

Stade II: des tubules gonadiques ont totalement envahi le manteau et forment un réseau serré bien visible, mais enrobé (sections) dans un tissu de couleur ivoire. Ce réseau est blanchâtre chez les mâles, orangé-saumon chez les femelles. Les gamètes ne s'écoulent pas à la suite d'une lésion du manteau mais sont bien visibles sur frottis. Ce stade correspond à la gamétogénèse.

Stade III: maturité - émissions - restauration

A le manteau atteint son épaisseur maximum. La totalité de sa masse est alors occupée par la gonade, le réseau des tubules gonadiques devient peu visible sauf sur le bord du manteau, sa couleur est jaune-crémeux chez les mâles, orangé-rougeâtre chez les femelles. Les gamètes s'écoulent avec l'hémolymphe à la suite d'une lésion ou d'une section du manteau. Ce stade correspond à la maturité.

B emissions totales ou partielles ("spent"). Le manteau devient alors transparent, très mince dans le cas d'une ponte ou éjaculation totale. Si l'émission est partielle, il reste des plaques de tubules non vidés contrastant par leur épaisseur et leur couleur avec les zones voisines.

C le dessin des tubules redevient apparent, mais le manteau reste plus mince qu'au stade II. Sa couleur évolue vers le blanc-crémeux (mâles) ou le rouge-orangé (femelles). Les tubules constituent toute la masse du manteau (différence avec le stade II). Ce stade de restauration de la gonade conduit au stade III A.

D Après la dernière émission, le manteau très transparent devient progressivement blanc-ivoire uni, le dessin s'estompe progressivement. C'est l'arrêt du cycle sexuel qui conduit au stade 0.

- Pied, musculature

Pas de différence entre Mytilus edulis et M. galloprovincialis mais disposition caractéristique de la musculature par rapport à Perna perna (Figure 1).

TABLEAU I

Caractères différentiels entre la musculature de Mytilus galloprovincialis et de Perna perna

	Mytilus galloprovincialis	Perna perna
Muscle adducteur antérieur	petit	absent
Muscle adducteur postérieur	grande taille	grande taille
Muscles rétracteurs du pied	1 paire s'insérant dorsalement dans la région postérieure	1 paire s'insérant dorsalement dans la région postérieure
Muscles rétracteurs du byssus (3 paires)	rétracteurs antérieurs: 1 paire s'insérant antérieurement	rétracteurs antérieurs: 1 paire s'insérant antérieurement
	rétracteurs moyens: 1 paire formée de deux faisceaux s'insérant dorsalement dans la région moyenne contre les rétracteurs postérieurs	rétracteurs moyens: 1 paire de muscles très épais formée de nombreux faisceaux, empreinte distincte
	rétracteurs postérieurs: 1 paire de deux faisceaux s'insérant postérieurement entre les précédents et l'adducteur postérieur	rétracteurs postérieurs: 1 paire formée de deux faisceaux à insertion distincte contre l'adducteur postérieur

- Branchies

De type filibranche et formées de deux feuillets.

- Orifices

Orifices génitaux et urinaires distincts et situés symétriquement de chaque côté de la masse viscérale, ventralement et vers le bas (Figure 4).

Bouche antérieure ventrale entourée de quatre palpes labiaux, anus dorsal, au dessus du muscle adducteur postérieur et au niveau de l'ostium.

Il est impossible de distinguer des subpopulations en se fondant sur l'examen des caractères morphologiques.

1.32 Cytomorphologie

Lubet (1959) a déterminé le nombre de chromosomes de Mytilus edulis et de M. galloprovincialis sur des ovocytes en cours de meiose. Il a trouvé chez les deux espèces 14 tétrades soit 2n = 28. Des numérotations effectuées également sur les mitoses somatiques au cours de l'embryogénèse ont donné pour M. galloprovincialis 2n = 27-29

1.33 Spécificité protéique

Il n'existe pas de travaux de sérologie comparée chez les moules. Toutefois Seed (1971) a pu montrer des différences significatives, par électrophorèse, entre les protéines du muscle adducteur postérieur de M. edulis et de M. galloprovincialis.

2 DISTRIBUTION

2.1 Délimitation de l'aire totale de distribution et caractères écologiques de cette aire

Atlantique Nord: ASE-542 - ANE-533 du 34° N (côtes du Maroc) au 51° N (Mer d'Irlande - Cornouaille).

Cette espèce est abondante sur les côtes du Maroc (113) - Rabat - où elle coexiste avec Mytilus africanus. Elle forme de très belles populations sur les côtes d'Espagne (542) et de Portugal (541) où de nombreux auteurs l'ont confondue à tort avec M. edulis qui n'est jamais abondante dans ce secteur constituant vraisemblablement pour cette espèce la limite sud de son aire de répartition. M. galloprovincialis fait l'objet d'une culture intensive dans certains Rias de la côte de la Gallice en Espagne (524). Lubet (1959) étudie les populations d'Hendaye, Biarritz, de la Barre de l'Adour, de Capbreton, d'Arcachon où elle est abondante sur les bouées des passes mais où elle devient rare à l'intérieur du Bassin. Au nord de la Gironde, elle se raréfie mais peut encore former des populations importantes (Ile d'Oléron, de Ré, Morbihan).

Mer d'Irlande - Manche: ANE-524.

En Mer d'Irlande (Cornouaille) Hepper (1957) signale que les moules de "Pasdow" présentent de fortes analogies avec Mytilus galloprovincialis. Lewis et Seed (1969) puis Seed (1971) confirment ce point de vue et rapportent à M. galloprovincialis un certain nombre de populations de moules en Cornouaille qui constituent selon toute vraisemblance la limite nord atteinte par l'espèce.

En Manche occidentale elle forme quelques petites populations sur les côtes françaises: Roscoff (Seed, 1971), Beg Léguer (Lubet et Choquet, 1971) Cherbourg (Le Gall, 1969). Quelques individus isolés ont été récoltés par cet auteur à Luc-sur-mer (Calvados) en Manche orientale, ce qui constitue sa limite d'extension vers le nord-est.

Méditerranée - Adriatique: ASE-551.

Très abondante sur les côtes d'Espagne (542) où elle est cultivée (Valence). En France (524) on la rencontre un peu partout mais elle peut atteindre de grandes tailles dans les étangs littoraux de la côte du Roussillon où l'on pratique la mytiliculture (Sète) et dans les rades (Marseille, Toulon). Elle est moins fréquente sur la côte du golfe de Lion et en Corse. En Italie (543) elle devient très abondante, dans le golfe Ligure surtout dans les zones portuaires et les baies protégées, ainsi que dans le golfe de Naples. La côte italienne adriatique est également très riche en stations, surtout dans le nord (golfe de Venise), siège d'une culture importante. Les côtes de la Yougoslavie (551) possèdent dans les baies profondes d'extraordinaires populations naturelles (Lubet, 1961 et 1962). Linsky Kanal, Pula, Novigradsko More, baie de Sibenik et les côtes de Grèce sont au contraire très pauvres en stations de M. galloprovincialis.

Sur le littoral de l'Afrique du nord, cette moule est toujours rare, sauf dans des zones portuaires et l'on peut se demander si elle n'a pas été introduite par les bateaux (Oran, Alger, Bizerte, La Goulette) (Lubet 1971). Je ne l'ai jamais rencontrée au sud-est du Cap Bon.

Mer de Marmara, Mer Noire: 552

M. galloprovincialis existe sur les côtes de la Turquie (Mer de Marmara) 556 (Demir, communication personelle) de la Bulgarie (554), de la Roumanie (555) Bacescu (1965) et de l'U.R.S.S. (710) (Gomoiu, 1968).

En conclusion, nous voyons que l'aire de répartition géographique de M. galloprovincialis est Méditerranéo-lusitanienne mais semble limitée en Méditerranée aux côtes d'Europe, en Atlantique par le Maroc au sud, la Cornouaille au nord et par la Manche occidentale au nord-est.

2.2 Distribution différentielle

2.21 Pontes, larves et individus juvéniles

La fécondation est externe et a lieu dans l'eau de mer. Les différentes étapes de l'embryogénèse et larvaires (véligères) se rencontrent dans le méroplancton littoral en surface (0 à -10 m). Lors de la métamorphose, les jeunes véligères se transforment en larves benthiques; la fixation a lieu le plus souvent sur des Rhodophycées filamenteuses (Polysiphonia, Ceramium) de l'étage infralittoral supérieur comme le signalent Bayne (1965) et Le Gall (1969).

"Lorsque les jeunes moules atteignent 2 mm de longueur environ, elles disparaissent des algues et on les retrouve sur les rochers ainsi qu'au sein de moulières préexistantes. A ce stade, bien qu'elles soient fixées par le byssus, elles sont capables de se déplacer activement en rampant sur le substrat grâce à leur pied très mobile, ce qui leur permet de rechercher une zone où les conditions de vie sont favorables. Le naissain se fixe toujours en abondance sur les moulières établies; il apparaît en sous couche fixé au byssus des moules adultes. Cette localisation semble privilégiée du fait qu'il s'agit d'une zone de calme relatif. En effet, les endroits battus des hauts niveaux, les jeunes moules se fixent

dans les zones les plus protégées: fissures du rocher, balanes mortes" (Le Gall, 1969).

Cet auteur a aussi montré que le naissain était sensible au transport du sable par la mer et ne se fixait que dans des endroits abrités, soit par la configuration topographique du substrat (fissures, creux), soit par un rideau d'algues, soit par un tapis de moules adultes. La propreté du substrat interviendrait également celui-ci devant être dépourvu de vase et rugueux.

Les jeunes individus envahissent donc les zones favorables des étages infralittoral supérieurs et médiolittoral inférieur ou des substrats pélagiques (coques, bouées).

2.22 Adultes

L'extension des jeunes en profondeur peut être plus importante que celle des adultes. Lubet (1959) a montré que dans le Bassin d'Arcachon, les moulières benthiques infralittorales et circalittorales formées d'individus juvéniles sont détruites en quelques semaines (septembre, octobre) par le prédateur Asterias rubens Linné.

Les moules adultes se rencontrent dans le médiolittoral inférieur et l'infralittoral inférieur. Leur zonation en profondeur, dans cet étage dépend d'une part de l'action des prédateurs et d'autre part de la compétition avec certaines espèces sessiles coloniales à développement rapide (Tuniciers, Bryozoaires). Dans certaines stations par exemple où les prédateurs sont rares, la moulière peut descendre à -10 à -15 m et sur les chaînes des bouées, protégées des prédateurs, les moules peuvent atteindre jusqu'à -40 m en profondeur dans le golfe de Gascogne (Lubet, 1959). Une fois fixées, après leur migration, les jeunes moules demeurent en permanence sur le substrat choisi. Toutefois, à la suite des tempêtes, des paquets de moules peuvent être arrachés et transportés sur d'autres substrats favorables au développement d'une moulière. Le Gall (1969) a montré que les jeunes individus se fixant plus rapidement sur les moules âgées (2-3 ans), il se produit sur ces nouveaux substrats une sélection de la population; seules les moules jeunes se réimplantent.

2.3 Facteurs déterminant les changements de distribution

L'action des facteurs du milieu ayant une incidence sur la distribution de Mytilus galloprovincialis est assez mal connue.

- Température

Dans son aire de répartition, M. galloprovincialis se rencontre toujours dans des eaux littorales où les changements thermiques saisonniers se font largement sentir. Espèce eurytherme, elle se développe dans des eaux soumises à des hivers rudes (Côte nord de l'Adriatique - Yougoslavie - 7-8°C de moyenne hivernale) ou à des étés très chauds (Lac de Bizerte - 26-27°C de moyenne estivale).

Cette tolérance de l'espèce vis-à-vis des basses températures expliquerait sa grande répartition sur le littoral atlantique et même en Manche occidentale. Toutefois, sa limite létale thermique inférieure est vraisemblablement plus élevée que celle de M. edulis et limite son expansion vers le nord alors que M. edulis se rencontre en Mer du Nord, en Mer Baltique, en Mer Blanche (Murmansk) et sur la côte est de l'Amérique du Nord (Canada, U.S.A.).

- Salinités

Les limites salines létales de M. galloprovincialis ont été étudiées par Lubet (1963) et par Lubet et Chappuis (1966). L'arrêt de la filtration et du renouvellement de l'eau dans la cavité palléale ne s'effectue plus à 15°C au dessous d'une salinité de 19°/oo et au dessus de 43°/oo. Les mêmes expériences effectuées sur M. edulis, à la même température, donnent pour cette espèce une limite létale saline inférieure voisine de 7-10°/oo. Il existe donc, chez ces deux espèces euryhalines des différences de comportement qui permettraient d'expliquer l'abondance de M. edulis dans des milieux plus saumâtres. Toutefois, l'optimum requis pour la filtration chez M. galloprovincialis (Lubet et Chappuis, 1966) est réalisé pour des salinités comprises entre 28 et 34°/oo. On conçoit donc que la croissance de cette espèce soit beaucoup moins rapide en Méditerranée dans les zones franchement marines ($37°/oo < S < 38°/oo$) que dans les étangs littoraux soumis à des dessalures et où les éléments nutritifs sont plus abondants qu'en mer.

L'examen du diagramme température-salinité peut être très instructif pour éclairer la répartition différentielle de M. edulis et M. galloprovincialis lorsque ces deux espèces coexistent dans une même région soumise à un gradient de salinité (Lubet, 1959, Bassin d'Arcachon).

M. galloprovincialis se rencontre en abondance dans les stations océanes, zones de stabilité thermique et saline alors que M. edulis semble beaucoup moins exigeante et prolifère dans des stations soumises à de grands changements de température et de salinité (diagramme température-salinité très étalé).

- Oxygène dissous

On a très peu de données de l'incidence de la teneur en oxygène dissous sur la répartition de M. galloprovincialis. Le développement optimal de cette espèce exigerait de fortes tensions d'O_2 dissous car j'ai pu constater l'arrêt de la filtration à 15° C pour des valeurs inférieures à 3 ml d'O_2/litre. La consommation d'O_2 varie en fonction de la température (Lubet et Lunetta, 1964); elle augmente de façon exponentielle jusqu'à 24° pour diminuer ensuite.

Ces résultats sont légèrement différents de ceux obtenus par Read (1962) sur Mytilus edulis où la consommation d'oxygène diminue à partir de 20°C. Toutefois, il est vraisemblable que la salinité a une importance sur la respiration car Schlieper (1957) a montré que pour des moules de même taille, la quantité d'oxygène consommé était plus forte aux basses salinités en Mer Baltique (15°/oo) qu'en Mer du Nord (30°/oo).

Enfin M. galloprovincialis serait capable de résister à certaines températures, à des conditions d'anaérobiose, comme l'a montré Karandeeva (1959) en étudiant certaines populations profondes de la Mer Noire.

- Profondeur (voir ci-dessus 2.22)

La répartition bathymétrique de M. edulis et de M. galloprovincialis est limitée vers le haut mer par le temps d'émersion (médio-littoral inférieur) et vers le bas dans l'infralittoral par les prédateurs ou la compétition avec des espèces sessiles à développement rapide. On trouve toutefois des moulières circalittorales, M. galloprovincialis: Adriatique (Novigrad, Sibenik), Mer Noire; M. edulis: Bassin d'Arcachon, St. Vaast la Hougue (-30 m), Mer Baltique.

- Hydrodynamique

Par leur byssus qui les fixe fortement, leur forme allongée et leur orientation sur le substrat, les moules résistent avec efficacité aux actions mécaniques en milieu agité (action des courants, des vagues, etc.). Il peut donc sembler paradoxal de rencontrer des moulières sur des substrats de mode battu (rochers médio- et infralittoraux) ou de mode protégé (baies, étangs, zones portuaires). Les moules peuvent même envahir des canalisations soumises à un débit important.

On peut en trouver l'explication au niveau des modalités de fixation des jeunes individus. Il convient de rappeler (Le Gall, 1969) que ces derniers (2 mm de longueur) après une migration plus ou moins importante choisissent pour se fixer, dans les zones de mode battu, des substrats qui les protègent des actions hydrodynamiques les plus violentes mais qui sont soumis à certaines turbulences. Dans les régions de mode protégé, les moulières se rencontrent toujours sur des substrats soumis à l'action des vagues ou des courants. Il est donc vraisemblable que le naissain recherche certains types de turbulences qui restent à étudier, mais qu'il se fixe dans des cavités qui le protègent des actions hydrodynamiques violentes (fissures, moulières préexistantes, balanes mortes, etc.). Cette étude est importante pour le choix des collecteurs (voir 5.21).

- Nutrition

La nutrition a certainement un effet important sur la répartition des moules. Ces dernières prolifèrent dans les zones riches en phytoplancton, en matières organiques dissoutes ou en suspension, bactéries. La croissance y est beaucoup plus rapide (Lubet, 1959), les moulières denses, la reproduction intense avec apparition constante de jeunes individus. Ces conditions favorables sont réalisées dans certains étangs littoraux méditerranéens, les baies profondes en Adriatique (côtes de Yougoslavie), les Rias de la Gallicie espagnole (Vigo, Fraga).Il est vraisemblable que beaucoup de moulières situées en mode battu ne doivent leur existence et leur maintien qu'à la présence dans un secteur assez proche de moulières plus importantes établies dans des zones favorables, le renouvellement du stock se faisant grâce à la dissémination pélagique des véligères.

- Pollutions

Les moules prospèrent dans des zones soumises à de fortes pollutions bactériologiques (zones portuaires, sorties d'égouts). La recherche des germes pathogènes occupera une place fondamentale dans le choix des emplacements destinés à la myticulture (zones salubres), l'exploitation des gisements naturels et le contrôle des stations d'épuration. On ne connaît pratiquement rien sur les effets des pollutions chimiques. Les moules peuvent accumuler certains carbones cancérigènes (Benzopyrène). Il semblerait que certains insecticides qui restent à déterminer auraient une incidence sur la production et la fixation du byssus, les animaux atteints à se détacher du substrat.

3 BIOLOGIE

3.1 Reproduction

3.11 Sexualité

Mytilus galloprovincialis, M. edulis, M. africanus sont des espèces gonochoriques, sans dimorphisme sexuel. De très rares cas d'hermaphrodisme ont été signalés chez les Mytilidés par Boutan (1900), Coe (1943), Lubet (1959), Lucas (1965). Il s'agit toujours d'hermaphrodisme simultané; ovogénèse et spermatogénèse se déroulant dans des tubules gonadiques distincts répartis en zones mâles et femelles dont l'importance et la situation varient suivant les animaux. Ces mosaïques ne sont pas sans rappeler le cas du gynandromorphisme, chimères formées par des régions mâles et femelles intriquées. Chez M. galloprovincialis le nombre d'hermaphrodites varie d'une station à l'autre de 1 pour 1 000 à 1 pour 5 000 dans la région d'Arcachon (Lubet, 1959).

3.12 Maturité

L'âge des animaux ayant atteint la première maturité sexuelle est variable; il dépend de la saison de fixation du naissain et des facteurs du milieu agissant sur la croissance et le métabolisme (nutrition, température, salinité, zonation, etc.). D'après nos observations en Méditerranée et en Adriatique, cet âge se situerait entre 5 et 8 mois après la fixation, les animaux atteignant alors des tailles comprises entre 15 et 35 mm de longueur. Les individus fixés en automne peuvent être mûrs à la fin de l'hiver ou au printemps de l'année suivante (6 à 8 mois); ceux fixés au printemps au début de l'automne (5 à 6 mois). La taille atteinte par ces animaux au moment de la première maturité sexuelle est très variable; elle est plus importante dans les stations infralittorales où l'apport nutritionnel est important. Une fois instaurée, l'activité sexuelle de l'animal durera toute sa vie, avec de brèves périodes de repos (stade 0) de 1 à 2 mois pendant lesquelles les gonades régressent fortement alors que la masse viscérale et le manteau sont envahis par des cellules de réserve renfermant lipides et glycogène.

Pendant le cycle sexuel annuel (Lubet, 1959), la gonade passe par des périodes de gamétogénèse intense aboutissant à la ponte ou à l'éjaculation puis après l'émission des gamètes, elle est à nouveau le siège de phénomènes de restauration pouvant aboutir après un temps minimum d'un mois à une nouvelle phase de maturité. Un même animal peut donc pondre plusieurs fois pendant son cycle sexuel.

3.13 Fécondation

La fécondation est externe et se fait dans l'eau de mer. Toutefois, il est fréquent d'observer dans les moulières que beaucoup d'animaux libèrent leurs gamètes simultanément (Lubet, 1959). Dans ce cas, la fécondation peut avoir lieu dans la cavité palléale mais il n'y a jamais d'incubation des germes ou larves. Ce synchronisme dans l'émission des gamètes à été expliqué (Lubet, 1959) par l'action de stimuli externes (voir 3.16) qui déclencheraient l'éjaculation chez les mâles mûrs. Le sperme actif semblerait secréter ou véhiculer une substance qui stimulerait électivement les femelles mûres, entraînant la ponte, ce qui faciliterait la fécondation. Il est difficile de dire si cette substance est réellement liée au sperme (Lubet, 1959) ou s'il ne s'agit pas d'une phéromone libérée en même temps que les gamètes.

3.14 Gonades

Les gonades ne constituent pas un organe anatomiquement distinct chez les Mytilidés mais sont formées de tubules envahissant la masse viscérale et le manteau. Il est donc impossible d'établir des relations entre leur poids et celui de l'animal, son âge ou sa longueur. Toutefois, il nous a paru important de préciser l'évolution histologique et cytologique de ces gonades grâce à laquelle nous avons pu établir une échelle de stades (Lubet, 1959).

Stade I: repérable chez les animaux accomplissant leur premier cycle sexuel et chez les moules ayant terminé la phase de repos sexuel (stade 0). Dans tous les cas, cette étape est très rapide et peut être caractérisée par l'aspect particulier du manteau (voir 1.31). On observe chez les jeunes animaux la formation de tubules gonadiques qui envahissent la masse viscérale et le manteau (multiplication des gonocytes et des spermatocytes ou ovocytes) (Le Gall, 1971). Chez les animaux ayant terminé la phase de repos sexuel, ce stade correspond à la restauration des tubules gonadiques qui redeviennent apparents mais restent encore noyés dans le tissu de réserve interfolliculaire.

Stade II: il correspond à la phase de gamétogénèse intense (fin de l'été-début de l'automne). On peut repérer dans la gonade mâle toutes les images cytologiques de la spermatogénèse et de la spermiogénèse (présence des différentes catégories cellulaires: spermatogonies, spermatocytes 1 et 2, spermatides et quelques rares spermatozoides non fonctionnels). Spermatides et spermatozoides

sont disposées en travées rayonnantes caractéristiques. Chez les femelles, toutes les étapes de l'ovogénèse sont présentes: ovogonies, jeunes ovocytes en prévitellogénèse au cytoplasme riche en R.N.A., ovocytes à différents degrés d'accroissement mais encore fortement enracinés sur la paroi du tubule. Il n'existe pas de cellules folliculaires. On observe également la réduction du tissu de réserve interfolliculaire (cellule adipo-granuleuses et cellules vésiculeuses).

Stade III A-1: ovogénèse et spermatogénèse sont pratiquement terminées, les gonades ayant alors atteint leur état maximum de réplétion. Le poids des animaux est alors maximum ainsi que leur teneur en glucides, lipides et azote (Boucart et Lubet, 1963). Toutefois, ces animaux sont encore incapables de pondre ou d'éjaculer. Les tubules mâles renferment presque uniquement des spermatozoides non fonctionnels et quelques spermatogonies sur les parois; les spermatozoides sont encore disposés en travées rayonnantes. Chez les femelles, à part quelques ovogonies et ovocytes en prévitellogénèse repérables sur les parois, toute la lumière du tubule est occupée par des ovocytes (50-60 µ) à contours polygonaux, fortement intriqués entre eux et bien enracinés sur la paroi.

Stade III A-2: ce stade "instable" (Lubet, 1959) est fondé sur des caractères cytologiques et physiologiques. Les animaux sont excitables et répondent par la ponte ou l'éjaculation aux stimuli externes (voir 3.16). Cytologiquement, les tubules mâles sont caractérisées par une répartition homogène du sperme qui est actif dans l'eau de mer. Chez les femelles, les ovocytes ont perdu leur forme polygonale. Le contour de la vésicule germinative s'est estompé et le pédoncule est devenu très grêle. Tout se passe comme si la perméabilité cellulaire s'était modifiée permettant la turgescence des ovocytes.

Stade III B: "spent". La ponte ou l'éjaculation peuvent être totales ou partielles. L'examen histologique montre un très grand nombre de tubules vides ne renfermant plus que des gamètes résiduels. Toutefois, les cellules germinales, les ovogonies ou spermatogonies commencent à se multiplier de façon importante. Le manteau est devenu très mince, les teneurs en glucides et lipides totaux minimales, les animaux sont alors très fragiles.

Stade III C: il correspond à la restauration de la gonade après l'émission des gamètes. Les séquences de la gamétogénèse décrites pour le stade II se retrouvent avec les mêmes images cytologiques. Toutefois ce stade diffère du stade II par la présence de tubules gonadiques de grande taille et l'absence ou l'extrême réduction des cellules de réserve intratubulaires (cellules adipo-granuleuses et cellules vésiculeuses à glycogène). Il se situe toujours après une phase de maturité, sans l'interruption dûe au repos sexuel. Chaque animal peut présenter au cours du cycle sexuel deux à quatre phases de restauration qui conduisent à une nouvelle maturité (stades III A-1 et A-2).

L'amplitude de la phase de restauration diminue vers le mois de mai, la quantité de gamètes produits devenant de plus en plus faible. Finalement, en juin ou juillet, le volume des tubules diminue considérablement, les espaces entre les tubules étant envahis par des amibocytes qui sont vraisemblablement à l'origine des cellules de réserve de type adipo-granuleux. Les cellules vésiculeuses se multiplient au cours du printemps et de l'été, leur cycle semblant indépendant de celui du cycle sexuel (Boucart et Lubet, 1963).

Stade 0: il correspond à la période de repos sexuel qui est plus brève chez Mytilus galloprovincialis que chez M. edulis. Les gamètes résiduels sont phagocytés dans les tubules, seuls persistent des gonies disposées en amas. La lumière des tubules disparaît du fait de la prolifération du tissu de réserve intergonadique (il existe également un peu de tissu intragonadique).

- Discussion

Les séquences de ce cycle sexuel varient en fonction des stations. Chez les animaux de l'étage médiolittoral soumis à des émersions ou dans des régions où les dessalures sont fréquentes, la durée du stade 0 est allongée (Bassin d'Arcachon). Au contraire, lorsque les conditions hydrologiques sont relativement stables (moulières infralittorales) et la nourriture très abondante, il est fréquent de voir que le stade 0 est à peine indiqué par une plus grande prolifération du tissu de réserve qui est présent toute l'année et par une activité sexuelle réduite mais qui ne s'arrête pas complètement.

Le cycle sexuel de M. galloprovincialis est donc très étalé dans l'année, quelquefois même continu comme celui de l'espèce tropicale Perna perna. On peut penser que la rythmicité de ce cycle dépend de facteurs internes, neuro-endocriniens véritable "horloge biologique". Les facteurs externes agiraient alors comme synchronisateurs en allongeant ou diminuant les phases de gamétogénèse (stade II ou stade III de restauration) ou en déclenchant la période de repos sexuel (stade 0).

3.15 Libération des produits sexuels

- Modalités

La libération du sperme peut durer plusieurs heures. Les valves sont alors largement ouvertes mais n'effectuent pas de mouvements rapides. Le sperme est évacué par l'ostium sous la forme d'un "cordon" dense qui se dissocie rapidement dans l'eau de mer ambiante. Chez les femelles, l'évacuation des oeufs agglomérés en cordons a également lieu par l'ostium mais les valves effectuent des mouvements rapides (cloniques) d'ouverture et de fermeture qui chassent violemment l'eau de la cavité palléale.

Le nombre d'oeufs libérés au cours d'une ponte n'a pas encore été estimé mais l'étude de nombreuses femelles du même âge nous a montré que l'intensité de l'émission variait de façon individuelle et saisonnière.

Enfin les émissions de produits sexuels ont aussi lieu aussi bien le jour que la nuit.

- Périodicité

Chaque animal peut pondre plusieurs fois dans l'année (2 à 4, quelquefois plus), chaque ponte étant suivie par une phase de restauration des gonades sauf en été où les animaux entrent en phase de repos sexuel.

Il est assez difficile, du fait de la périodicité des phases de maturité au cours d'un cycle sexuel très étalé, de définir des périodes de ponte.

En Méditerranée occidentale (Toulon, Etang de Thau) on note la présence d'animaux mûrs et la fixation de jeunes individus toute l'année. Toutefois, comme nous l'avons montré (Boucart et Lubet, 1963), les émissions d'automne et de printemps sont les plus importantes pour le renouvellement du stock en rade de Toulon.

Les pontes de septembre-octobre affectent environ 90% de la population, les mâles et les femelles ayant libéré, leurs gamètes étant en nombre sensiblement égal (stade III B).

La durée de la phase de restauration (stade III C) varie alors en fonction des facteurs du milieu; il s'introduit des déphasages entre les individus à restauration lente et rapide. Ces derniers peuvent pondre en décembre ou janvier. Les basses températures hivernales ralentissent le cycle sexuel (faibles pontes) et peuvent même bloquer les émissions lorsque l'hiver est très froid. On observe alors dans les gonades la lyse d'un grand nombre d'ovocytes bien que la gamétogénèse continue lentement.

Les animaux parviennent presque tous à maturité sexuelle (stade III A) à la fin de l'hiver ou au début du printemps. Les pontes sont alors de nouveau très importantes mais il s'introduit des déphasages pendant la phase de restauration (stade III C). Par ailleurs, l'intensité de la gamétogénèse diminue. Les pontes de printemps et du début de l'été sont donc étalées et de faible amplitude jusqu'à la phase de repos sexuel (stade 0).

En Atlantique (Lubet, 1959), l'action des facteurs synchronisateurs se fait bien sentir dans la zone médiolittorale. Les émissions sont mieux groupées et affectent une partie importante de la population, tout en suivant la rythmicité saisonnière décrite ci-dessus (le stade 0 est plus étalé et la ponte automnale plus tardive).

Enfin, lorsque l'action des facteurs synchronisateurs est attenuée et les conditions nutritionnelles très favorables (moulières infralittorales des chaînes de Bouées), il est impossible de préciser les dates des pontes car il existe constamment dans ces populations des animaux matures, des animaux ayant pondu ou en phase de restauration.

- Facteurs externes provoquant les émissions

L'analyse expérimentale de l'action de quelques stimuli naturels a été tentée par Galtsoff (1938, 1938a et 1940), Lubet (1959), Le Dantec (1968). Ces recherches montrent que les excitants ne sont efficaces que si les animaux ont atteint le "stade instable". Tout changement brusque et entre certaines limites, des facteurs du milieu provoque la ponte ou l'éjaculation. Il ne semble pas y avoir de stimuli électifs, bien que l'action simultanée de plusieurs excitants soit en définitive plus efficace que celle que donne chacun d'entre eux pris isolément. Les mâles semblent plus facilement excitables que les femelles et les facteurs du milieu constituent les stimuli les plus efficaces à condition que les variations soient brusques (salinité, température, agitation mécanique dûe aux vagues et aux courants violents). Leur action sera maximale dans la zone de balancement des marées surtout pendant les périodes de vives eaux.

- Interréactions entre les individus de la même espèce

C'est à Galtsoff (1940) que revient le mérite d'avoir montré que le sperme de Crassostrea virginica émettait dans l'eau de mer une substance capable de stimuler la ponte chez les individus matures du sexe opposé.

Nelson et Allison (1940) ont montré sur le même matériel que les spermatozoides libéraient une substance différente de "l'hormone de Galtsoff". Ce principe baptisé "Diantine" par ces auteurs, serait de nature nucléoprotidique. Soluble dans l'eau de mer, elle agirait à la fois sur les individus des deux sexes. Elle provoquerait le relâchement des muscles de l'ostium et des branchies chez les femelles, permettant ainsi une évacuation plus rapide du sperme. Lubet (1955 et 1959) a pu mettre en évidence une action identique à celle de "l'hormone de Galtsoff" chez Mytilus edulis et M. galloprovincialis. Cette substance serait de nature lipo-protéique. Mais il est encore impossible de préciser si ces principes excitants sont réellement libérés par le sperme ou s'il s'agit de principes voisins de phéromones provenant des tissus somatiques et sécrétés au moment de l'éjaculation.

Ces données permettent de comprendre pourquoi les rythmes de pontes dans les moulières médiolittorales et infralittorales supérieures en Atlantique semblent obéir à une périodicité lunaire. L'action des facteurs synchronisateurs permet d'une part à une grande partie de la population d'atteindre la maturité sexuelle simultanément; d'autre part, l'action des facteurs stimulant l'éjaculation ou la ponte est beaucoup plus importante au moment des vives eaux, l'action des mâles éjaculant sur les femelles généralisant la ponte qui affecte alors une partie importante des animaux (Lubet, 1959).

3.16 Pontes

Les ovocytes, bloqués pendant la vitellogénèse en prophase de la mitose hétérotypique, sont libérés dans l'eau de mer. La reprise de la méiose se fait à la suite de la fécondation bien que l'on puisse observer quelques cas de parthénogénèse qui ne donnent jamais de larves viables.

Les ovocytes de couleur orangée et de forme sphérique mesurent 70 à 80 µ de diamètre; ils sont entourés par un chorion mucopolysaccharidique de faible épaisseur. Ces oeufs sont oligolécithes (Lubet, 1959); les réserves réparties de façon homogène, lipides et protides ne formant jamais d'amas volumineux. Leur densité étant très légèrement supérieure à celle de l'eau de mer, ils tombent sur le fond dans les zones très calmes mais il suffit de faibles courants pour les entraîner. On les retrouve alors dans le plancton.

3.2 Embryologie, vie larvaire et juvénile

Nous donnerons ici les étapes du développement de Mytilus edulis car celles de M. galloprovincialis n'ont donné lieu qu'à des observations fragmentaires. Toutefois, d'après nos recherches personnelles, il ne semble pas exister de différences entre les stades larvaires de ces deux espèces.

3.21 Phase embryonnaire (Figure 5)

Le développement du germe et des larves de M. edulis a été étudie par Wilson (1885), Field (1922), Rattenbury et Berg (1959), Bayne (1965), Lucas (1972), Masson (1972). Les oeufs fécondés terminent leur maturation (méiose) en expulsant deux globules polaires, puis commencent à se diviser 80 minutes après la fertilisation. La première division est légèrement inégale avec individualisation d'un lobe polaire qui se fusionne avec le blastomère CD. La seconde division (stade IV) isole trois blastomères (A, B, C) au pôle animal et un volumineux blastomère (D) au pôle végétatif. A partir de la troisième division le clivage est du type spiral, aboutissant à la formation d'une morula. Des cils apparaissent au bout de six heures; le germe se déplace en tournant doucement. La gastrulation a lieu dix heures après la fécondation par un mouvement épiblolique des micromères du pôle animal suivi d'une légère invagination, donnant un archenteron tubulaire et un petit blastopore.

3.22 Stades larvaires

- Trocophore

Vingt quatre heures après la fertilisation, la larve trocophore est couverte de cils courts et possède une touffe apicale de longs cils (flagellum). Un épaississement ectodermique dorsal représente la glande coquillère et secrète une petite coquille transparente. Une couronne circulaire de cils se développe, encerclant le pôle apical; c'est le rudiment du vélum.

- Véligère (planches 1 à 5)

Prodissoconque 1: quarante huit heures après la fécondation, la larve est devenue une jeune véligère; elle a augmenté de taille. Son flagellum est encore visible; l'intestin commence à fonctionner. La coquille (prodissoconque 1) est en voie de formation; elle sera terminée le troisième jour et mesurera 92 x 72 µ. C'est la stade D (Bayne, 1965) ou à "charnière droite". Le vélum bien développé permet la nage caractéristique en spirale.

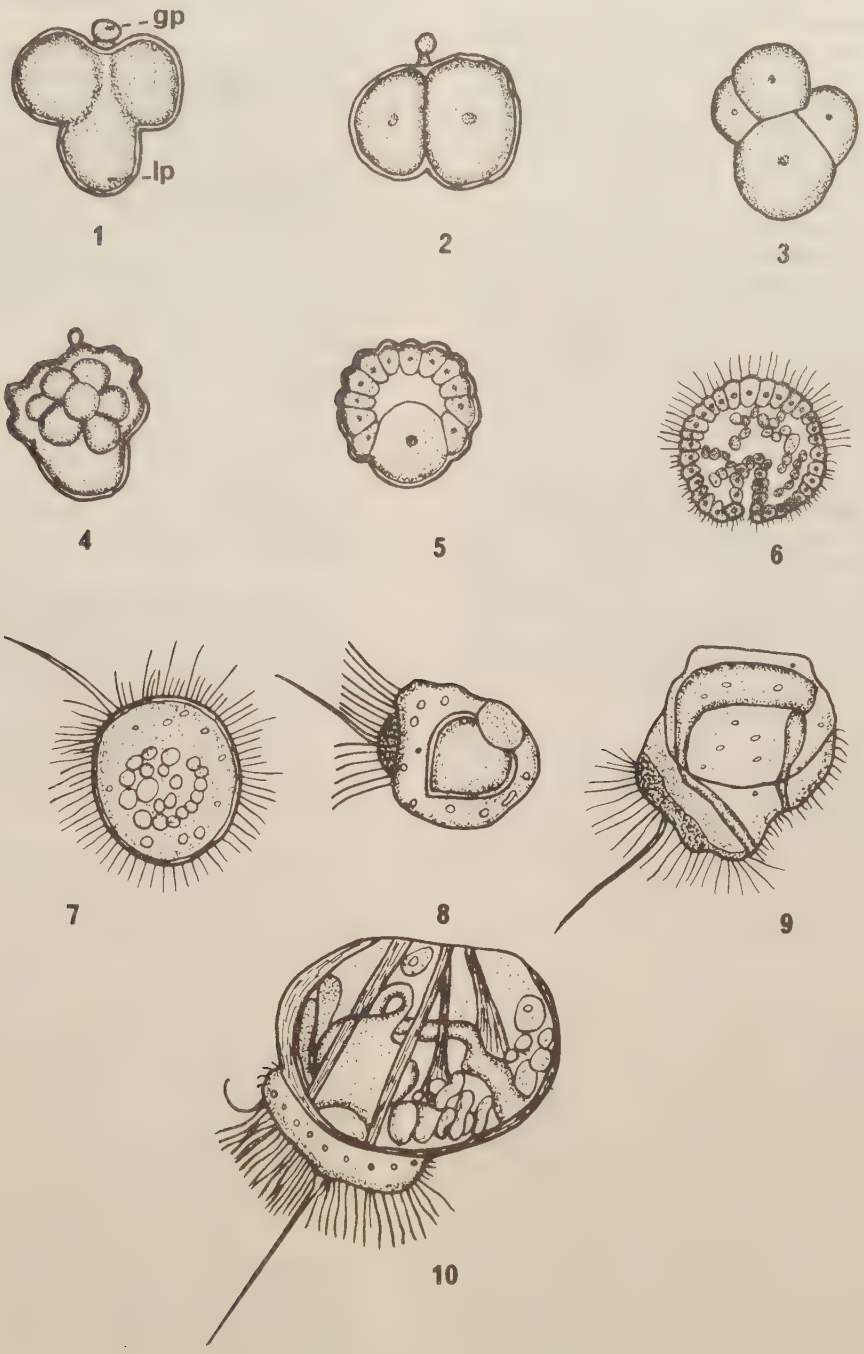


Figure 5 Embriologie de Mytilus edulis Linné (d'après Field)

1-4 Segmentation (gp = globules polaires
lp = lobe polaire)
5 blastula
6 gastrulation
7 gastrula ciliée
8-9 larve trocophore
10 véligère à charnière droite

Véliconque: il apparaît une seconde coquille (Prodissoconque 2) et l'umbo commence à se former. La larve atteint au bout de 10 à 22 jours le stade véliconque (240 µ). Elle mène une vie pélagique active grâce à son vélum bien développé. Une tache oculaire (Peelsener, 1906) se forme dans le manteau au niveau de l'emplacement des futurs filaments branchiaux.

Pédivéligère: l'ébauche du pied s'accroît rapidement; le pied cilié et mobile devient fonctionnel. C'est la stade pédivéligère (Carriker, 1961). La larve devient plus lourde et mesure 270 µ, mais peut mener une vie pélagique en nageant au dessus du substrat ou benthique en rampant sur celui-ci.

- Métamorphose

La pédivéligère se fixe sur un substrat naturel (algues rouges filamenteuses: Polysiphonia, Ceramium). Le vélum dégénère graduellement depuis la région postérieure. Le pied s'allonge, quatre ébauches branchiales apparaîssent ainsi que les palpes labiaux qui permettent les apports nutritionnels en remplacement du vélum. La coquille devient oblique avec un crochet bien visible; la charnière définitive s'organise.

Les petites dents et les dents latérales du provinculum disparaîssent en se calcifiant dans la coquille qui s'accroît. Il s'organise trois dents résiduelles. Cette larve plantigrade (Carriker, 1961) est fixée par quelques filaments byssaux et mesure 480 à 500 µ.

3.23 Phase juvénile

Lorsqu'elle atteint 1 à 2 mm, la jeune moule se détache des algues; on la retrouve sur des substrats variés ou au sein des moulières. Les moules sont encore capables de se déplacer jusqu'à ce qu'elles rencontrent des conditions de fixation favorables (Le Gall, 1969) dans des fissures protégées (voir 2.21). La croissance de la coquille accuse alors la forme oblique et le periostracum présente des excroissances en lamières. Les jeunes moules deviennent semblables aux adultes; tous les organes sont en place à l'exception de la gonade. Celle-ci se développe à partir d'initiales situées dans la partie postérieure du corps, ventralement par rapport au péricarde, à proximité des ganglions viscéraux et des reins (Lubet, 1959; Le Gall, 1971). Après multiplication, elles forment deux groupes distincts, situés symétriquement sur les deux cotés du corps, et formés du tubules renfermant des gonies. Entre ces follicules s'organisent des amas de cellules de réserve dont la dégradation permettra l'histogénèse de la gonade. A partir de 3-4 mm, la gonade est en place mais n'atteint pas encore le manteau. Les tubules envahissent progressivement ce dernier (5-7 mm) et la lignée germinale se multiplie très rapidement. La première maturité est atteinte 5 à 8 mois après la fixation (voir 3.12).

3.3 Phase adulte

3.31 Longévité

Elle est très variable selon les populations et difficilement calculable du fait de l'exploitation des gisements naturels. Des observations personnelles faites en rade de Toulon nous ont montré, sur des stations préservées (cages), que la longévité moyenne était de 3 à 4 ans mais que certains individus pouvaient atteindre 8 années et peut-être les dépasser.

3.32 Résistance

Les limites létales n'ont pas été définies de façon précise pour cette espèce qui est eurytherme et euryhaline.

Les limites létales salines (Lubet, 1963; Lubet et Chappuis, 1966) ont été repérées par arrêt de la filtration (19°/oo et 43°/oo, voir 2.3) mais les moules peuvent supporter pendant quelques jours des salinités inférieures à 19°/oo.

Elles peuvent également résister au gel, pendant les basses mers (Yougoslavie, côtes atlantiques françaises).

Les moules peuvent être facilement transportées à basse température (4°C) et conservées ainsi environ 7 à 8 jours, bien qu'elles perdent progressivement l'eau intervalvaire. Les individus adultes sont d'ailleurs moins fragiles que le naissain. Enfin, le transport est à déconseiller pour les animaux matures (III A-2) ou venant de frayer III B) qui sont particulièrement vulnérables. Lorsque les animaux mûrs sont reparqués, ils émettent leurs gamètes, ce qui pollue très rapidement l'eau des bassins d'épuration et entraîne des mortalités importantes.

3.33 Compétiteurs

La compétition au niveau du substrat est le fait d'espèces à croissance très rapide, représentée essentiellement par le Tunicier Botrylloides leachi Sav. qui recouvre les moules. Une compétition d'ordre alimentaire (filtration) est exercée par les nombreuses ascidies qui s'installent sur les moulières des zones portuaires (Phallusia mammilata Cuvier, Ascidia mentula Müller, Ciona intestinalis Fleming).

3.34 Prédateurs

Les prédateurs les plus redoutables au niveau des moulières sont les Stellerides, certains Néogastéropodes et éventuellement les poissons et les oiseaux.

- Stellerides

Asterias rubens L. commet de gros ravages en Mer du Nord, en Manche et en Atlantique; son mode de nutrition a été bien étudié par Péquignat (1972). Cette espèce ne paraît exister qu'accidentellement en Méditerranée (Etang de Thau) où elle aurait été introduite (Loehler, 1921) avec des huîtres atlantiques.

Marthastherias glacialis L. s'attaque aux jeunes individus, tant en Atlantique qu'en Méditerranée mais les dégâts qu'elle produit semblent très limités.

Cocinasterias tenuispina Lmk est souvent abondante en Méditerranée au niveau des moulières infralittorales mais on ne sait pas avec certitude si elle s'attaque aux jeunes moules.

- Néogastéropodes

Nucella (Thais) lapillus L. est le second prédateur redoutable en Manche et en Atlantique. A partir du Golfe de Gascogne (Pays Basque) il est progressivement remplacé vers le sud par Purpura haemastoma L. qui existe seul en Méditerranée et qui est l'espèce prédatrice essentielle dans cette mer.

- Poissons

Les Daurades (Aurata aurata L.) s'attaquent souvent en Atlantique et en Méditerranée aux moulières, ainsi que quelques Sélaciens (Dasyatis pastinaca L., Myliobatis aquila L.).

- Oiseaux

Les huitriers pics et les goëlands argentés ravagent souvent les moulières des mers à marées.

3.35 Parasites

Mytilus galloprovincialis est parasitée de façon presque constante en Méditerranée par le Copépode Mytilicola intestinalis Steuer, crustacé copépode habitant l'intestin distal et le rectum dont il broute la muqueuse. On rencontre rarement plus de trois à quatre individus par moule, mais ces dernières continuent à présenter une activité biologique normale au niveau de la croissance et de la reproduction.

Ce parasite a brusquement envahi le domaine de la Manche et de la Mer du Nord à partir de 1950, causant des mortalités très considérables au niveau des moulières de M. edulis en Hollande et en Angleterre (Korringa, 1968). Depuis, un équilibre biologique semble s'être établi entre les moules et ce parasite (Williams, 1969), bien qu'il soit responsable d'un amaigrissement certain.

M. galloprovincialis peut également être l'hôte de Trématodes (g. Bucephalus) dont les sporocytes bourrés de cercaires peuvent remplacer totalement les gonades, provoquant ainsi la castration parasitaire.

3.36 Commensaux et espèces associées

Ils sont parfois très abondants, en particulier sur les individus âgés des moulières. Le crabe Pinnotheres pisum L. vit dans la cavité palléale des moules et se nourrit de leurs pseudo-fécès. Il est plus fréquent chez M. edulis que chez M. galloprovincialis mais ne semble jamais provoquer l'amaigrissement de son hôte. Les coquilles de moules peuvent être recouvertes par des balanes, des crépidules (Mer du Nord, Atlantique) ou attaquées par l'annélide Polydora ciliata Jonst. Ces espèces peuvent jouer un rôle important, en dehors de la compétition alimentaire, car elles alourdissent les moules qui sont plus facilement arrachées par les tempêtes. Elles nuisent également à leur présentation sur les marchés. La lutte directe contre ces espèces semble très difficile; les zones d'élevage devant être choisies de façon à limiter leur développement.

Enfin, en Méditerranée, l'hydraire commensal Eugymnanthea inquilina Pal. se fixe par son hydrorhize sur les parties molles de la cavité palléale (manteau, masse viscérale) et peut entraîner l'amaigrissement des individus (Palombi, 1935; Cerruti, 1941; Uchida, 1964).

3.4 Nutrition et Croissance

3.41 Prise de nourriture

Les moules sont des "suspension feeders" filtrant l'eau de mer. Les cils tapissant le manteau et les branchies déterminent un courant d'eau qui traverse la cavité palléale suivant des itinéraires très précis (Atkins, 1936) et qui est rejeté au niveau de l'ostium. L'eau est filtrée à travers les branchies, les particules étant prises en charge par les tractus ciliaires qui les recouvrent en s'accumulant dans les sillons branchiaux. Ces derniers fortement ciliés acheminent les particules englobées de mucus vers les palpes labiaux qui prennent en charge ces cordons muqueux et les conduisent, toujours par mouvements ciliaires, vers la bouche.

Seule, la taille des particules intervient dans leur sélection. Il n'y a pas de choix qualitatif et le tri des éléments comestibles est effectué dans l'estomac au niveau de l'aire de rejet. Chez M. edulis, Tammes et Dral (1956) puis Jørgensen (1960) ont montré que les particules supérieures à 30–40 µ étaient rejetées. Ces dernières s'accumulent dans la cavité palléale formant les pseudo-fécès. Les particules de très petite taille (1–2 µ) sont retenues. La calibration du matériel capturé

dépend de l'écartement des filaments branchiaux et de la largeur des tractus ciliaires.

Vitesse de filtration: elle a été étudiée par de nombreux auteurs chez M. edulis; nous renvoyons au travail de Walne (1972) qui l'a mesurée avec précision. Elle est de l'ordre de 60 à 100 ml par minute et gramme de poids sec pour une moule de 5 à 6 cm. L'eau qui a traversé la cavité palléale semble totalement épurée des particules qu'elle contient, dans la mesure où la charge particulaire n'est pas trop forte (Tammes et Dral, 1956).

Les facteurs externes agissent pour modifier la filtration, Renzoni (1962 et 1964); Lubet et Chappuis (1964 et 1966) ont montré que chez M. galloprovincialis, la salinité avait une influence importante. La filtration est arrêtée pour des salinités inférieures à 13–14°/oo, optimale pour S°/oo = 27 - 30°/oo mais diminue pour des salinités supérieures à ces valeurs. Entre 10 et 20°C, la température semble avoir peu d'effet sur la filtration mais au dessous de 8°C elle est pratiquement nulle chez M. galloprovincialis.

Enfin Jørgensen (1960) insiste sur la teneur en oxygène dissous qui doit être élevée.

Les facteurs internes sont également très importants, la vitesse de filtration étant plus forte chez les animaux jeunes que chez les moules âgées (Lubet et Chappuis, 1964).

La filtration de l'eau par la moule est un phénomène continu (Lubet et Chappuis, 1966) mais présentant des variations pseudo-rythmiques de courte durée qui semblent être sous la dépendance des ganglions nerveux. Elle ne semble pas obéir à un rythme nycthénieral mais elle est toujours plus forte lorsque les animaux ont subi une émersion de quelques heures.

3.42 Nourriture

Les moules se nourrissent de phytoplancton et de matières organiques en suspension (Field, 1922; Desgouille, 1969; Desgouilles et Caty, 1969; Jensen et Sakhsang, 1970).

L'analyse des contenus stomacaux a été réalisée et des listes d'espèces phytoplanctonique données. Elles varient considérablement selon les régions mais montrent une prédominance des Diatomées et des Péridiniens dont certaines espèces peuvent avoir des effets toxiques (Furnestin et al., 1966). Il faut insister sur le rôle fondamental joué par les matières organiques en suspension dans l'alimentation des moules.

Ronkin (1950) et Pomeroy (1954) ont montré qu'une partie des phosphates utilisés par l'animal étaient prélevés dans l'eau de mer. Enfin Pequignat (1972) met en évidence l'extraordinaire possibilité de pénétration et de concentration par la moule de petites molécules organiques dissoutes (sucres, aminoacides).

Le volume de nourriture capturé par la moule chaque jour n'a pu être encore déterminé.

3.43 Croissance

Elle dépend des conditions du milieu où vit la moule, en particulier de la richesse de l'eau en aliments particulaires et dissous, de la durée d'immersion donc de prise de nourriture, de la température et des facteurs mécaniques susceptibles de gêner l'extension du manteau. La grande variabilité de ces facteurs d'une station à l'autre se matérialise par une extrême variabilité dans la morphologie des coquilles et dans les taux de croissance en longueur, en hauteur et en épaisseur.

La croissance linéaire de Mytilus galloprovincialis, suivant le grand axe des individus est de type exponentiel; elle se ralentit avec l'âge. Il est impossible de donner des valeurs moyennes comme le montre le Tableau II.

TABLEAU II

Croissance linéaire de Mytilus galloprovincialis dans quelques stations

Stations	Longueurs moyennes en cm		
	1 an	2 ans	3 ans
Médiolittoral (Arcachon)	1,5	2,4	3,2
Infralittoral			
(Cherbourg)	1,6	4,2	5,4
(Arcachon)	1,9	4,5	5,6
(Toulon)	3,2	6,7	7,9
(Golfe de Gascogne) Chaînes de Bouées	7,8	11,2	-

Les taux de croissance les plus élevés ont été observés pendant les mois de printemps et d'été (Le Gall, 1969), les plus fortes valeurs correspondant aux périodes de vives eaux. La période la plus froide de l'année est marquée par un ralentissement ou un arrêt de la croissance provoquant la formation d'une strie hivernale sur la coquille. Les fortes températures estivales (Lac de Bizerte) peuvent également arrêter la croissance.

Enfin, il est impossible de définir une relation utilisable entre la taille et le poids car le poids de chair varie considérablement chez un même animal au cours de l'année en fonction du cycle sexuel et entre les individus appartenant à différentes stations du fait de l'apport nutritionnel.

3.44 Métabolisme et endocrinologie

On ne sait pratiquement rien sur la consommation d'oxygène par M. galloprovincialis (voir 1.22). Chez M. edulis elle augmente de façon exponentielle en fonction de la température, de la vitesse de filtration; elle décroîtrait en fonction de l'âge (Read, 1962). La teneur en glycogène augmente avec les mois de printemps et d'été; elle est minimum en hiver. Celle des lipides totaux est liée au cycle sexuel (Lubet et De Longcamp, 1970).

Le système neuroendocrinien a été étudié par Lubet (1959, 1971) qui a décrit l'existence de cellules neurosécrétrices dans les ganglions cérébroïdes, pédiaux et viscéraux. L'ablation des ganglions cérébroïdes ne perturbe pas de façon sensible les activités métaboliques; seuls les échanges d'eau entre les cellules et le milieu intérieur semblent être modifiés. Les cellules neurosécrétrices des ganglions viscéraux sembleraient jouer le rôle le plus important au point de vue endocrinien (croissance, métabolisme, sexualité) et pourraient assurer la vicariance endocrinienne des ganglions cérébroïdes lorsque ces derniers ont été détruits.

3.5 Comportement

(Pour le comportement alimentaire, voir 3.41, pour le comportement sexuel, voir 3.13, 3.21)

3.51 Migrations et mouvements locaux

Des "réservoirs" de larves plantigrades sont constitués par les algues rouges: Corallina, Gigartina, Polysiphonia, etc. (Seed, 1969; Le Gall, 1969), voir 3.23. Les jeunes individus ayant subi la métamorphose accomplissent des déplacements d'une assez grande amplitude, à la recherche d'un substrat protégé. Pendant cette migration et durant une période de plusieurs mois, le jeune naissain ne se déplace que dans la direction du courant. Les mouvements ont lieu de façon importante le matin ou le soir, très peu pendant la journée. Une fois fixées sur un substrat protégé, les jeunes moules ne se déplacent plus mais renouvellent constamment leur byssus. La forme et la structure de celui-ci dépend de la force et de l'orientation du courant (Mahéo, 1970). Toutefois, les moules de tous âges peuvent être arrachées par l'action mécanique des vagues, lors des fortes tempêtes. Elles peuvent alors se réimplanter sur des substrats vierges. En Manche, Le Gall (1969) a montré que seuls les jeunes individus (1 an et moins) avaient une vitesse de fixation assez rapide pour se fixer efficacement sur un substrat, les moules les plus âgées étant entraînées par le flux et allant s'échouer sur les plages où elles meurent. Cette particularité explique l'apparition brusque d'individus de la même classe d'âge sur certains substrats favorables ou au niveau de moulières surexploitées.

3.52 Réponses à des stimuli

On ne sait pratiquement rien de l'action des stimuli externes sur le comportement des moules. L'étude de l'action des facteurs externes sur la filtration a été étudiée ci-dessus (3.41) ainsi que l'action des stimuli externes sur la libération des gamètes (3.16).

4 POPULATION

4.1 Structure

4.11 Sex ratio

Quel que soit l'âge des animaux, la proportion des sexes est statistiquement la même dans une station donnée. Il n'existe jamais de variations significatives de la sex ratio de M. galloprovincialis entre les différentes biocoenoses; le nombre des mâles étant toujours très voisin de celui des femelles pour chaque classe millimétrique de taille (Lubet, 1959).

4.12 Ages et tailles dans la population

La structure des populations naturelles de M. edulis et M. galloprovincialis a été étudiée par de très nombreux auteurs mais il ressort de cet ensemble de travaux que l'on ne peut dégager de règles générales, la composition du stock variant de façon considérable d'une station à l'autre en fonction du recrutement, des facteurs édaphiques, de l'action des prédateurs et de l'exploitation par l'homme.

Dans les moulières très protégées, on peut considérer qu'en moyenne 60% (et quelquefois plus) de la population est constituée par le groupe I (animaux d'un an et moins), environ 30% par le groupe II (1 à 2 ans), le reste par les individus âgés de plus de deux ans. Les tailles de ces groups d'âge varient considérablement en fonction des stations (voir 3.43).

4.2 Densité et productivité

Elle varie considérablement d'une station à l'autre du fait de l'action des facteurs mentionnés ci-dessus. Elle peut être considérable dans les régions océanes (Seed, 1969) ou dans les zones où les apports organiques sont importants (Bellan-Santini, 1965). Nous donnons à titre d'indication quelques chiffres se rapportant à M. galloprovincialis dans des zones non exploitées et protégées des prédateurs (Tableau III).

La densité de la population est dono dans les régions protégées plus forte dans l'infralittoral que dans le médiolittoral. Mais cette notion est très relative et dépend essentiellement de la prédation; il arrive souvent que la densité soit plus forte dans le médiolittoral que dans l'infralittoral où les prédateurs sont plus nombreux (Lubet, 1959), la limite inférieure des moules étant déterminée par l'action conjuguée des prédateurs et des compétiteurs. Enfin, le poids de chair est plus important en Atlantique et en Adriatique qu'en Méditerranée, du fait de conditions nutritionnelles plus favorables (richesse en phytoplancton).

4.3 Recrutement et reconstitution du stock

4.31 Implantation des jeunes classes

La reproduction de M. galloprovincialis est étalée sur toute l'année (voir 3.1). La reconstitution du stock dépendra essentiellement des températures hivernales. Lorsque les conditions thermiques sont relativement stables, le recrutement a lieu toute l'année. Le groupe I de la population (1 an et moins) présente une distribution unimodale des tailles (Golfe de Gascogne, côtes de la péninsule Ibérique, Baie de Naples, Bizerte). Lorsque les hivers sont froids, les pontes hivernales sont arrêtées ou de faible amplitude. Les émissions importantes pour le recrutement se situent alors à l'automne ou au début du printemps. Le groupe I présente une distribution multimodale qui tend à devenir bimodale lorsque l'arrêt hivernal est bien marqué (Adriatique). En Manche, la ponte automnale peut manquer ou être tardive (décembre). Les pefiodes de fixations importantes se situent alors en mars et en juin.

TABLEAU III

Productivité de Mytilus galloprovincialis dans quelques stations

Stations	Nombre d'individus par m^2	Poids vif (chair en g)
Atlantique		
Médiolittoral (Capbreton)	2 402	843
Infralittoral (Capbreton)	3 241	1 921
(Bouées des Passes - Arcachon)	4 975	2 304
Méditerranée		
Médiolittoral (Toulon)	1 824	546
Infralittoral (Toulon)	2 256	675
(Tunisie - Bizerte)	2 500	770
Adriatique		
Infralittoral (Novigrad)	3 742	1 805

4.32 Facteurs affectant l'implantation du naissain

En dehors de la température, les facteurs affectant la reproduction sont nombreux et n'ont pas été étudiés de façon systématique. L'implantation des jeunes classes est plus importante dans les moulières déjà denses qui offrent une bonne protection au naissain. L'abondance d'algues rouges filamenteuses à proximité formant des réservoirs de larves "plantigrades" est importante. Il est également nécessaire que ces stations soient soumises à des courants importants. Enfin, lorsque la moulière a été détruite du fait de la surexploitation, la granulométrie du substrat est fondamentale (Le Gall, 1969) le naissain ne pouvant s'implanter que dans des fissures ou abris protégés, non envahis par le sable.

4.4 Mortalité et morbidité

Aucun travail n'a encore été entrepris pour calculer les taux de mortalité déterminés avec succès sur des populations de poissons et de crustacés (moyenne annuelle de mortalité, coefficient instantané ou logarithmique de mortalité, etc.).

Des observations personnelles effectuées en rade de Toulon nous ont montré que la moyenne annuelle de mortalité variait considérablement en fonction des classes d'âge et des facteurs écologiques. Les classes les plus jeunes et les plus âgées sont lesplus vulnérables (60% de mortalité pour le groupe I, 20% pour le groupe II, 50% pour le groupe III). L'action des prédateurs (echinodermes, poissons, oiseaux) est importante mais d'autres facteurs jouent aussi un grand rôle. D'abord, le développement d'épibiontes (Tuniciers); ensuite, la stratification de nouvelles couches d'individus sur la population créant un enrasement des couches profondes dans lesquelles les animaux s'amaigrissent et meurent.

Enfin, la surexploitation des moulières naturelles à la drague ou au râteau entraîne un remaniement du substrat qui provoque souvent un ensablement ou un envasement des populations.

L'importance de l'action des parasites et des maladies, facteurs affectant la morbidité, est difficile à apprécier.

4.6 La population dans la communauté

Les facteurs physico-chimiques affectant les biotopes portant des moulières sont très variables (zones saumâtres ou marines). Il est donc encore impossible de déterminer ceux qui caractérisent les moulières. L'action des facteurs hydrodynamiques sur la fixation des larves ou des individus juvéniles a été discutée ci-dessus.

La faune associée est assez variable bien que l'on rencontre une certaine constance dans le lot d'Annélides vasicoles vivant dans le sédiment s'accumulant entre les moules.

L'effet principal des populations de moules dans l'écosystème est la capture des particules, des algues, du phytoplancton et des bactéries. Kuenzler (1961) a montré que les moules pouvaient se ranger parmi les agents biogéochimiques, importants par leur consommation d'énergie, en calculant la prise de phosphates et son "turn-over" chez les individus.

Ces consommateurs primaires peuvent aussi absorber directement d'importantes quantités de petites molécules organiques dissoutes.

Les moules jouent un grand rôle dans l'épuration des eaux. Les particules argileuses sont précipitées (pseudo-fécès) et contribuent à l'envasement des substrats.

5 EXPLOITATION: LA MYTILICULTURE

Les moulières naturelles de Mytilus edulis forment des gisements importants malheureusement surexploités, en Atlantique, Manche et Mer du Nord. Ces moulières sont inventoriées et protégées par la législation. Les gisements de M. galloprovincialis ne constituent pas des moulières aussi vastes, sauf dans quelques baies des côtes Ibériques ou Yougoslaves. Les moules n'y sont pas toujours de bonne qualité et l'exploitation souvent anarchique. Par contre, la culture des moules ou "mytiliculture", industrie très ancienne est largement développée en Mer du Nord, Manche, Atlantique, Méditerranée et Adriatique.

En France, la production annuelle des moules de culture est comprise entre 35 et 40 000 tonnes, celle des gisements naturels est estimée à environ 4 000 tonnes.

La production moyenne en Espagne est de 60 000 tonnes, aux Pays-Bas de 70 000 tonnes, en Italie de 45 000 tonnes, en Yougoslavie de 1 000 tonnes. Les moules ne sont pratiquement pas consommées en Amérique du Nord.

5.1 Types d'exploitation

La mytiliculture est fondée sur deux types de méthodes. La culture par "épandage" consiste à répandre le naissain sur des bancs infra-littoraux convenablement choisis et balisés (parcs). Ces moulières artificielles sont exploitées au bout de 3 à 4 années, soit par dragage (Pays-Bas), soit à marée basse lorsque les parcs découvrent (Atlantique, côtes de l'ouest de la France). Cette culture est uniquement pratiquée avec M. edulis.

La culture "par suspension" consiste à faire fixer du naissain ou de jeunes individus sur des substrats verticaux. Ces derniers peuvent être fixes (bouchots) ou mobiles (cordes).

5.11 Bouchots

On cultive uniquement M. edulis sur les bouchots qui couvrent de grandes surfaces sur les côtes de l'ouest de la France (Manche, Atlantique: Charentes). Leur implantation requiert l'existence de plages très vastes et de faible pente, situées dans des baies protégées, soumises à des marées de forte amplitude. Les bouchots sont des rangées de pieux verticaux fortement enfoncés dans le substrat et distants d'un à deux mètres. Ils sont reliés entre eux par des faisceaux de branches ou clayonnages et forment des rangées parallèles à la côte, de 50 à 100 m de long et séparées entre elles par des intervalles de 10 à 25 m. Le naissain est recueilli en été sur les bouchots les plus bas. Il est alors transporté par grappes sur les bouchots d'engraissement, plus côtiers, où les jeunes individus se fixent par leur byssus. Les moules y atteignent la taille marchande (5 cm) au bout de trois ans. Cette technique ne demande pas d'investissements coûteux mais présente de nombreux inconvénients: longueur des manipulations, vulnérabilité des installations (tempêtes), fixation massive des balanes sur les moules, lenteur de la croissance, encombrement des plages.

5.12 Les pontons ou parcs flottants

Ce type d'exploitation existe dans les Rias des côtes atlantiques d'Espagne (Gallice). Selon Andreu (1958 et 1968), les conditions d'élevage y sont particulièrement favorables, du fait de la profondeur des eaux (jusqu'à 60 m), de la protection contre les tempêtes et de la haute productivité primaire. Les cordes supportant les moules étaient autrefois fixées à des pontons ou à des vieilles coques de navires. Aujourd'hui, on emploie des cadres flottants. Chacune de ces structures est constituée par 1 à 6 flotteurs en bois recouvert de ciment ou en matière plastique. Ces flotteurs dont l'ensemble forme un carré sont entourés par un madrier formant le cadre de dimension 18 x 19 m.

Les cordes sont fixées au madrier et ont de 3 à 12 m de longueur, chaque cadre pouvant supporter 600 cordes environ. La production moyenne par année est environ 50 tonnes de moules commerciales par cadre flottant.

Il existe actuellement près de 2 700 parcs flottants de ce type en Gallice assurant environ 96% de la production de moules en Espagne.

5.13 Les parcs

En Méditerranée et en Adriatique, l'absence ou la faible amplitude des marées conduit à implanter des parcs construits avec des charpentes métalliques (en général formées par des rails) reliées entre elles par des poutres horizontales sur lesquelles sont fixées les cordes (Etang de Thau, Rade de Toulon). Il est impossible de donner le plan d'un parc modèle, chaque édifice devant être adapté aux conditions locales: courants, vents, résistence du substrat, etc.

5.2 Techniques de la culture sur cordes

5.21 Récolte du naissain

La récolte du naissain se fait sur les substrats les plus variés et sur des collecteurs immergés. En Méditerranée, il est fréquemment employé des funes, câbles usagés, coco, très effilochés et présentant des filaments rugueux. Le Gall (1969) a employé avec succès des bandes de coco, largement tissées et présentant des mailles de 0,3 à 0,6 cm. Le naissain se fixe toute l'année mais surtout en automne et au printemps (Thau, Toulon, Italie, Yougoslavie).

5.22 Confection des cordes et repiquages

Différents types de cordes sont employées. En Italie, les jeunes moules sont placées dans des cordes de jonc dont les torons peuvent facilement s'écarter. Ces cordes sont très vulnérables et ne peuvent supporter une charge importante; les individus se détachent facilement. Aussi convient-il de recommander le procédé actuellement utilisé par les mytiliculteurs de l'Etang de Thau ou de la Rade de Toulon.

Les jeunes moules sont calibrées sur tamis à la taille de 1,5 à 2 cm puis introduites dans un boyau de fil tressé à mailles de 1 cm que l'on ferme aux extrémités (3 à 5 m de longueur). Cet ensemble est entouré par un filet de cordelette de nylon (3-4 mm de diamètre) à larges mailles (7 à 10 cm) (Figure 6). La corde ainsi confectionnée est immergée. Le boyau se détruit rapidement mais les moules ont eu le temps de se fixer fortement par leur byssus. Le filet à larges mailles devient de plus en plus interne par suite du poids de la corde et forme un axe central sur lequel se fixent les animaux. La corde est laissé 8 à 10 mois jusqu'à ce que les moules aient atteint 5-6 cm de longueur. Elle est alors retirée car la croissance serait ralentie du fait de la densité de la population et qu'elle deviendrait peu maniable par son poids élevé (jusqu'à 15 kg par mètre).

Les moules sont "dégrappées" et calibrées; on confectionne de nouvelles cordes suivant le même principe (environ 1 200 individus par mètre soit 7 à 8 kg). Celles-ci sont immergées 8 à 10 mois (7 à 8 cm); les moules sont alors livrées à la vente.

5.23 Epuration

La décontamination bactérienne des moules provenant des zones ou des gisements insalubres se fait dans des établissements spécialement aménagés dits "établissements d'épuration". On place les coquillages dans des bassins contenant une eau de mer stérilisée. Leur fort pouvoir filtrant réalise un véritable lavage de leur organisme, particulièrement des branchies et de l'appareil digestif où se situent les nids microbiens: il y a donc auto-épuration du mollusque.

Divers procédés sont couramment utilisés pour assurer la stérilisation de l'eau de mer, et notamment: les rayons ultraviolets, le chlore (sous forme gazeuse ou d'hypochlorite) et l'ozone. En France, seuls les procédés au chlore et à l'ozone sont utilisés dans les établissements d'épuration agréés et contrôlés par l'I.S.T.P.M.: 12 fonctionnent au chlore, 5 à l'ozone.

- Procédé au chlore

Le chlore est le plus souvent utilisé sous forme d'hypochlorite de soude, et ajouté à l'eau à raison de 3 mg de chlore actif par litre. L'eau à stériliser est mise en contact avec le chlore pendant 12 heures dans un bassin de chloration. On doit procéder ensuite à la déchloration de l'eau: en effet, en présence de traces de chlore les coquillages gardent leurs valves fermées et, ne filtrant pas, ils ne s'épurent pas. Le chlore résiduel doit donc être éliminé par adjonction de thiosulfate de sodium, avant remplissage des bassins de traitement des coquillages.

- Procédé à l'ozone

Il nécessite l'installation d'un groupe générateur d'ozone (ozoneur) dont la production horaire est le plus souvent comprise entre 60 et 120 g d'ozone, selon le volume de l'eau à traiter. L'eau à stériliser est mise en contact avec l'air ozoné dans un émulseur où s'opère la dissolution de l'ozone. Un désaturateur permet d'éliminer le gaz en excès, après quoi l'eau est admise dans les bassins de traitement des coquillages.

Quel que soit le procédé utilisé, les moules doivent subir 2 ou 3 bains successifs de 24 heures, en eau stérile, selon leur contamination initiale. Une bonne épuration est conditionnée par divers facteurs dont les plus importants sont:

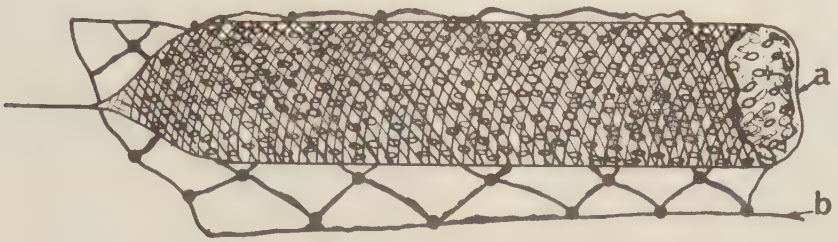
la température de l'eau qui ne doit pas être inférieure à 3°C pour la moule (son activité maximale se manifeste entre 12 et 15°C)

la teneur en oxygène dissous qui doit toujours être proche de la saturation

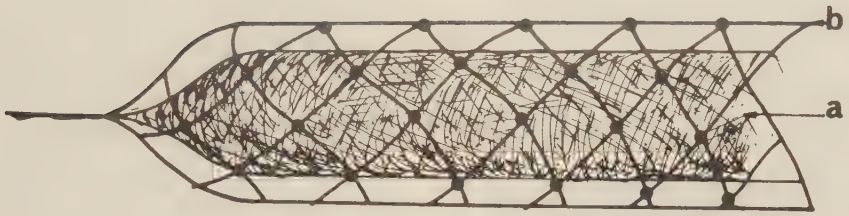
la salinité qui, pour les moules, ne doit pas être inférieure à 20°/oo.

Un traitement épurateur bien conduit, et réalisé dans les conditions ci-dessus assure une épuration satisfaisante de moules contaminées en 48 ou 72 heures. Il n'entraîne aucune altération de la saveur ou de la vitalité des mollusques.

En France, les produits provenant d'un établissement d'épuration font l'objet d'une surveillance sanitaire accrue. Les normes bactériologiques appliquées à ces coquillages traités sont rigoureuses: moins de 50 Escherichia coli pour 1 000 ml de chair. Les colis de coquillages sont revêtus d'une étiquette de salubrité portant de façon apparente, en plus du numéro d'identification de l'établissement expéditeur et de la date d'expédition, la mention "Coquillages traités en eau de mer purifiée".



1



2

3

Figure 6 Confection d'une corde de moules

1 remplissage du boyau avec les jeunes moules

2 corde prête à être posée

3 corde ayant séjourné dans l'eau (destruction du boyau)

(a = boyau, b = filet robuste à larges mailles)

La technique de l'épuration en eau stérilisée, et la création d'établissements spécialisés a permis de développer la conchyliculture dans des zones qui, sans cela, seraient demeurées improductives.

5.24 Rendements

Ils varient avec les régions et les modes de culture. C'est ainsi, à titre d'exemple, que pour deux régions et deux modes de culture différents, on peut retenir les rendements suivants:

- Méditerranée

(Etang de Thau: culture sur cordes en zone non-émergente):

Un mètre de corde produit 900 à 1 200 moules de 7 à 9 cm, soit un poids de 8 à 10 kg. La distance de chaque corde sur une même travée est de l'ordre de 0,30 m à 0,50 m, en fonction de la richesse de l'eau en nourriture, les travées étant en général distantes de 1 mètre.

- Manche

(Cotentin: culture sur bouchots en zone émergente):

Les pieux de bouchots sont espacés de 0,50 m à 0,80 m et disposés en lignes (ailes) de 100 m. Ils sont ensemencés en mai-juin avec du naissain fixé sur cordes et provenant des centres de captage de la Charente-Maritime ou de Noirmoutier. Chaque pieu produit environ 20 à 25 kg de moules de 6 cm en moyenne, après 12 à 18 mois d'élevage.

5.25 Matériel investi

Construction du parc

Bateau de préférence à fond plat équipé d'un moteur de 50-80 CV

Tambour pour séparer les moules

Pompe pour le lavage des mollusques

Pieux, cordes, filets, paniers, etc.

Cabane pour manipulations, soit à terre, soit construite sur le parc.

6 PROTECTION ET ORGANISATION DU CONTROLE SANITAIRE

6.1 Mesures législatives

6.11 Protection des gisements naturels

La cause principale de la diminution des moulières est la surexploitation pendant une période mal choisie. Afin de pouvoir conserver le potentiel de production, il conviendrait de décaler vers l'été (Mer du Nord, Manche et Atlantique), de juillet à septembre, la période de pêche et d'établir des zones de réserve. En France, les gisements coquillers sont classés par les Affaires maritimes de l'I.S.T.P.M. La législation prévoit que la délimitation de ces gisements, l'appréciation du stock et de la salubrité, la fixation des dates d'ouverture et de fermeture soit confiée à une commission comprenant des représentants de la profession, de l'I.S.T.P.M. et des Affaires maritimes. Cette commission se fonde essentiellement sur deux critères: importance du stock et salubrité. Toutefois, il serait souhaitable que la participation des biologistes soit augmentée à tous les niveaux. Dans les zones de production, il conviendrait d'arrêter la récolte avant la destruction totale des bancs afin de conserver un substrat favorable à l'implantation du naissain (Le Gall, 1969) et d'empêcher, dans les zones de moulières et d'établissements mytilicoles, la disparition des herbiers de phanérogames et d'algues (action des engins traînants: chaluts, ganguis, etc.).

6.12 Implantation des établissements mytilicoles

En France, les concessions maritimes où sont implantés les établissements d'élevage: bouchots, parcs à plat ou de culture sur cordes, sont accordées pendant 25 ans par les Affaires maritimes. Elles ne peuvent être concédées que dans les zones reconnues salubres; elles doivent alors répondre aux normes de l'Echelle d'appréciation de la qualité bactériologique des eaux et des huîtres, définies par l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes (Mazières, 1963 et 1963a). C'est-à-dire que les résultats de l'analyse bactériologique doivent correspondre à la Classe I (absence de Escherichia coli dans 100 ml d'eau et de chair de coquillage) ou, éventuellement, à la Classe II (moins de 60 Escherichia coli dans 100 ml de chair), lorsque ces derniers ont un caractère exceptionnel ou temporaire lié, par exemple, à des conditions atmosphériques momentanément défavorables et que, par ailleurs, les autres éléments de l'enquête topographique et bactériologique se révèlent satisfaisants.

L'implantation et l'exploitation des concessions mytilicoles sont guidées par les biologistes de l'I.S.T.P.M. qui déterminent pour chaque région et chaque mode de culture les emplacements et les conditions d'élevage les plus favorables. Il existe environ en France 15 000 concessions exploitées partiellement ou en totalité pour les moules. L'expédition des moules d'élevage à la consommation ne peut se faire que par l'intermédiaire d'établissements agréés et contrôlés par l'I.S.T.P.M. Pour être agréés, ces établissements doivent répondre à des conditions techniques et sanitaires précises (critères bactériologiques répondant aux Classes I et II). Le nombre de ces établissements est de 1 496. Chacun d'eux est titulaire d'un Certificat de salubrité. Les colis expédiés à la consommation sont revêtus d'une étiquette sanitaire portant le numéro de l'établissement expéditeur et la date d'expédition.

6.2 Protection contre les pollutions

Les gisements naturels et les installations conchylicoles doivent être protégés contre les nuisances d'origine terrestre ou marine.

En France, depuis les premiers textes relatifs au régime des concessions et exigeant une enquête sanitaire préalable à l'octroi de toute nouvelle concession (décrets des 21.12.1915 et 28.3.1919), plusieurs règlements ont permis le classement du littoral en zones salubres et insalubres, ainsi que le contrôle sanitaire des produits livrés à la consommation. Citons notamment le décret du 31.7.1923, remplacé par le décret du 20.8.1939 sur la salubrité des huîtres, moules et autres coquillages, le décret du 30.10.1935 relatif aux périmètres de protection institués autour des principales zones conchylicoles, etc.

A ces textes spécifiques, il convient d'ajouter la législation générale relative à l'assainissement des agglomérations, au traitement des effluents, au régime et à la répartition des eaux et à la lutte contre leur pollution, aux rejets en mer de substances nocives (hydrocarbures notamment).

6.21 Effluents

Les effluents urbains doivent subir une épuration biologique, complétée, lorsque cela est nécessaire, par une stérilisation, avant rejet dans le milieu naturel.

En France, la circulaire du 7.7.1970 fixe les normes suivantes pour les effluents épurés:

> matières en suspension inférieures à 30 mg/l; demande biochimique en oxygène: 15 mg/l/24 h en moyenne; demande chimique en oxygène: 50 mg/l/24 h en moyenne; test de putrescibilité négatif; concentration en matières organiques (en azote total): maximum de 10 mg/l; absence de substances toxiques.

6.22 Pollutions chimiques

Les hydrocarbures peuvent communiquer des goûts désagréables, gêner la fixation des larves et être concentrés par les mollusques (carbures cancérigènes). Il en va de même des composés organohalogénés et organosiliciés (exception faite de ceux réputés non-toxiques ou susceptibles d'être rapidement dégradés par le milieu et transformés en matières non-toxiques), ainsi que du mercure, du cadmium et de leurs dérivés.

En raison du comportement de ces substances polluantes dans le milieu, et de leurs effets aigus ou chroniques sur la vie et le cycle biologique des organismes marins, il convient d'en interdire le rejet dans la mer et sur le littoral maritime.

Comme les hydrocarbures, ces agents polluants peuvent être accumulés par les mollusques et sont dangereux pour l'homme.

6.23 Pollutions bactériologiques

Le contrôle sanitaire des eaux et produits conchylicoles est exercé en France par l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes, en collaboration avec les organismes désignés par le Ministre de la Santé Publique (décret du 20.8.1939).

Il intéresse les régions littorales ou se pratiquent la pêche, la culture et l'expédition des huîtres et des coquillages. Deux éléments sont pris en considération lors des études sanitaires: l'enquête topographique et l'enquête bactériologique et chimique.

L'enquête topographique: elle a pour but l'étude du terrain et la recherche des contaminations visibles: effluents, dépôts d'ordures, cours d'eau et écoulement pollués, ou autres nuisances. Elle est parfois doublée d'une étude des courants littoraux.

L'enquête bactériologique: en pratique courante, elle est assurée par la recherche et le dénombrement de Escherichia coli pris comme germe-test de contamination fécale, ainsi que par la recherche et le dénombrement des streptocoques fécaux.

L'étude bactériologique des zones ou des gisements porte sur une année au moins, afin d'évaluer l'influence de divers facteurs: marées, vents, pluies, ruissellements, etc., à raison de 2 ou 3 prélèvements par mois. En ce qui concerne les établissements d'expédition, ils font l'objet d'une étude sanitaire complète avant leur inscription. Par la suite, des prélèvements d'eau et de coquillages sont faits mensuellement, ou plus fréquemment, selon l'importance de l'établissement.

Mazières (1963) a proposé une échelle d'appréciation de la qualité bactériologique (Tableau IV) des eaux marines et des huîtres, fondée sur la colimétrie. Elle peut être appliquée aux moules.

Bien que les résultats de la Classe II soient considérés comme acceptables, on doit tendre vers l'absence complète de germes d'origine fécale (Classe I) qui, en fait, est la règle pour la majorité des établissements expédiant à la consommation. Les résultats de la Classe III témoignent d'une contamination modérée, main non négligeable: ils déclenchent aussitôt des prélèvements complémentaires et une enquête est faite tendant à l'élimination des sources de contamination responsables. Les résultats de la Classe IV correspondent à une pollution manifeste plus ou moins grave.

Il est à noter que les coquillages de la Classe IV peuvent être épurés dans les établissements d'épuration aménagés à cet effet. Cependant, en raison de la charge bactérienne généralement élevée de ces coquillages, la norme bactériologique est plus rigoureuse que dans le cas des produits issus de zones normalement salubres: elle doit être inférieure à 50 Escherichia coli pour 100 ml, après épuration.

TABLEAU IV

Echelle d'appréciation bactériologique de la qualité des eaux de mer

Classes		Nombre de Escherichia coli pour 100 ml	
		Eaux	Huîtres
Classe I	résultats satisfaisants	0	0
Classe II	résultats acceptables	1 à 60	1 à 250
Classe III	résultats suspects	61 à 120	251 à 500
Classe IV	résultats défavorables	> 120	> 500

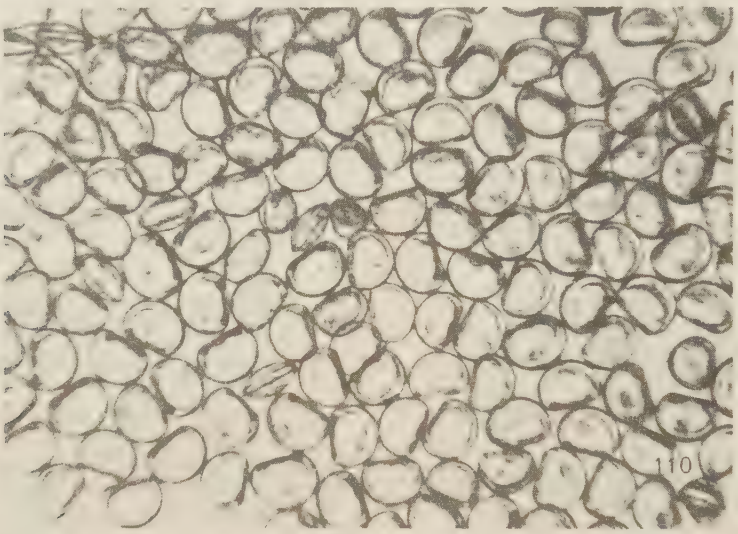
La recherche de Streptococcus faecalis est généralement couplée à celle de Escherichia coli et donne d'excellents renseignements complémentaires. Enfin, l'enquête bactériologique est complétée, le cas échéant, par la recherche d'autres germes: Salmonella, Clostridium sulfito-réducteurs, bactériographes, etc.

Les mesures chimiques se bornent, en pratique courante, au dosage du sel, de l'oxygène dissous et des matières organiques.

Toutes ces analyses sont faites sur place par les laboratoires côtiers de l'I.S.T.P.M., exception faite des études spéciales intéressant notamment la recherche d'agents polluants tels que pesticides, détergents, hydrocarbures ou métaux lourds, qui sont assurées par le laboratoire central de chimie analytique de l'I.S.T.P.M.

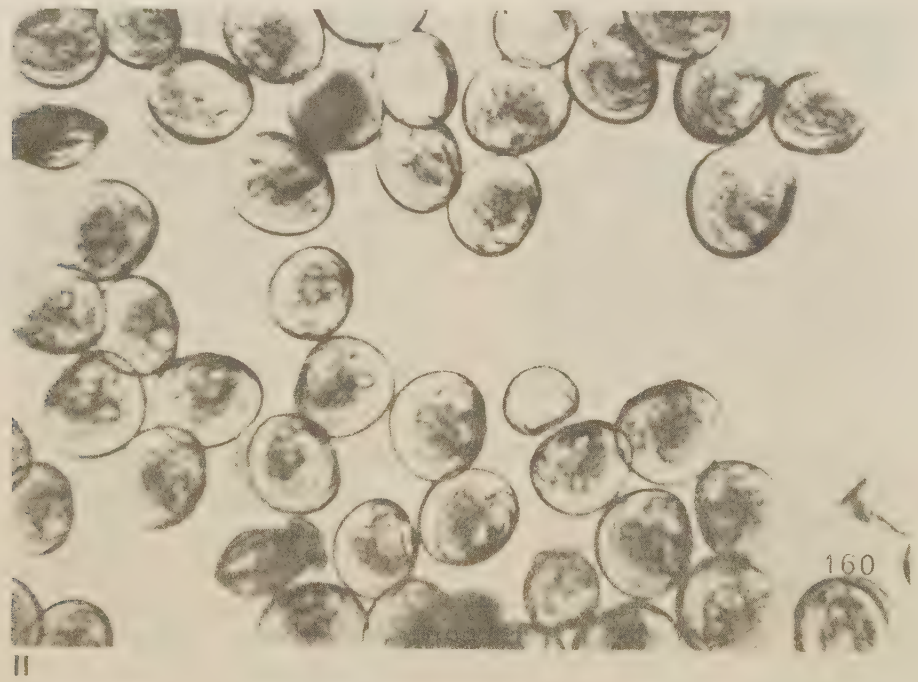
P L A N C H E S

Les chiffres indiquent les tailles des larves en microns. Les photos sont dues à la courtoisie du Prof. A. Lucas (Lab. Zoologie Univ. de Brest - France) que nous remercions très vivement.



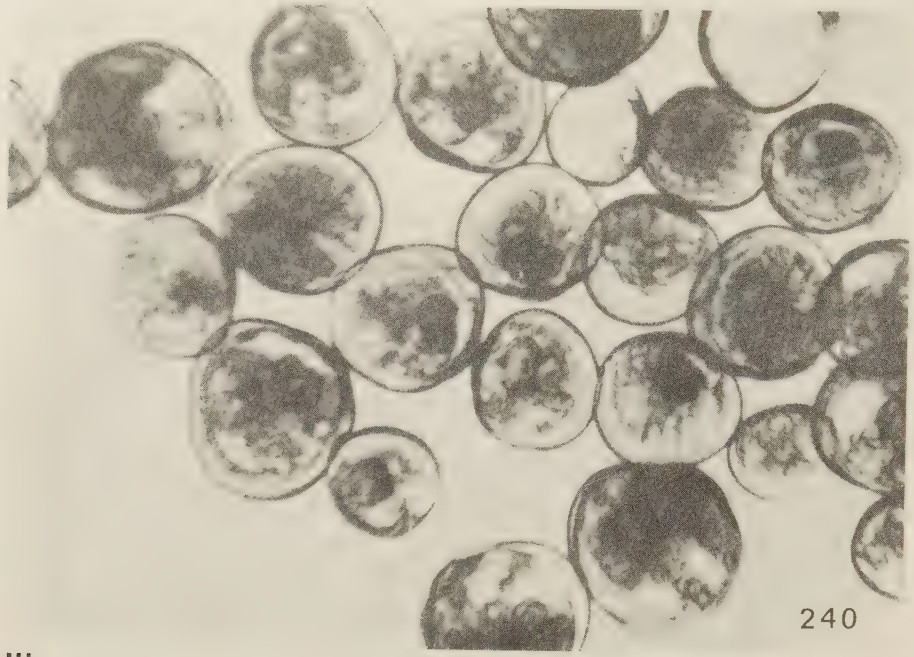
I

Larves véligères de 3 jours à charnière droite (stade D)



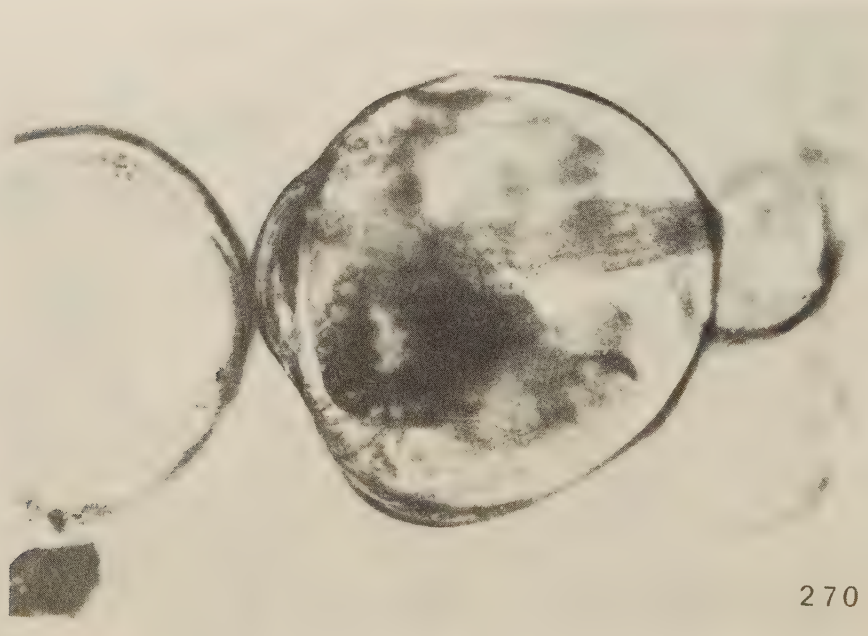
II

Prodissoconques avec apparition de l'umbo



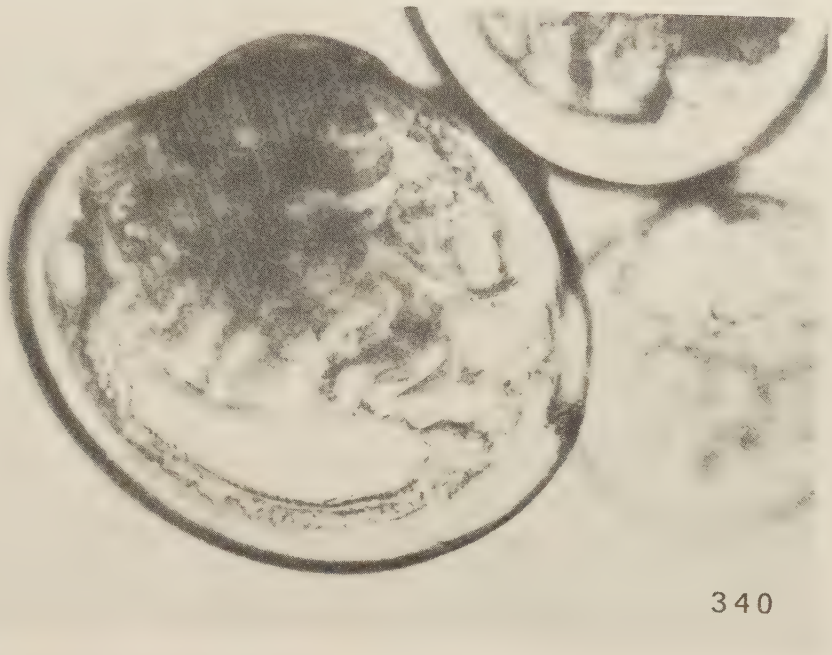
III

Prodissoconques montrant un début de dissymétrie. Apparition du pied



IV

Larves pédivéligères à long pied mobile



V

Jeunes moules après métamorphose. Apparition des filaments branchiaux

8 REFERENCES

Andreu, B., 1958 Sobre el cultivo del mejillón en Galicia; biología, crecimiento y producción. Ind.Pesq. Vigo, 32(745-6):44-7

_____, 1968 Pesquería y cultivo de mejillones y ostras en España. Ind.Conserva, 34:123-8

Arnaud, P., 1966 Croissance comparée de Mytilus galloprovincialis (Lmk) des étangs de Thau et de Salses-Leucate. Rev.Trav.Inst.Sci.Pêches Marit., Nantes, 30(4):357-64

Atkins, D., 1943 On the ciliary mechanisms and interrelationships of Lamellibranches. Q.J.Microsc.Sci., 84:187-256

Bacescu, M., 1965 Bibliographie roumaine de la Mer Noire. Bucarest, Commission Nationale de la République Populaire Roumaine pour l'Unesco, 122 p.

Bassindale, R. et R. Clark, 1960 The Gann Flat, Dale: studies on the ecology of a muddy beach. Field Stud., 1(2):1-22

Barrett, J.H. et C. Yonge, 1958 Collins pocket guide to the sea shore. London, Collins, 272 p.

Bayne, B.L., 1965 Growth and delay of metamorphosis in the larvae of Mytilus edulis L. Ophelia, 2(1):1-47

_____, Some morphological changes that occur at the metamorphosis of the larvae of Mytilus edulis. Proc.Eur.Mar.Biol.Symp., 5(1971) (sous presses)

Bellan-Santini, M., 1965 Etude quantitative du peuplement à Mytilus galloprovincialis Lamarck en eau moyennement polluée. Rapp.P.-V.Réun.Comm.Int.Explor.Sci.Mer Méditerr., 18(2):85-9

Boutan, M., 1900 Zoologie descriptive. Paris, Douin, 2 vols.

Bourcart, C. et P. Lubet, 1963 Nouvelles observations sur la physiologie sexuelle de Mytilus galloprovincialis Lmk. C.R.Soc.Biol., Paris, 157(11):1966-8

Bouxin, H., 1956 Discussion de la communication de P. Lubet. Ann.Biol., Paris, 33(1/2):27-9

Bucquoy, E., Ph. Dautzenberg et G. Dollfus, 1898 Les mollusques marins du Roussillon. Vol. 2. Pélécypodes. Paris, Baillère Edit., 884 p.

Carriker, M.R., 1961 Interrelation and functional morphology, behaviour and auteocology of early stages of the bivalve Mercenaria mercenaria. J.Elisha Mitchell Sci.Soc., 77(2):168-242

Cerruti, A., 1941 Mitilhydra polimantii n.gen., n.sp., idroide vivente sub-mantello dei mitili. Riv.Biol., 32:1-18

Chipperfield, P., 1953 Observations on the breeding and on the settlement of Mytilus edulis L. in the British waters. J.Mar.Biol.Assoc.U.K., 32:449-76

Coe, W., 1943 Sexual differentiation in mollusks. 1. Pelecypodes. Q.Rev.Biol., 18(2):154-64

Desgouille, A., 1969 Les moules du Lazaret (Rade de Toulon) (Suite). 2. La reproduction des moules d'après les larves recueillies dans le plancton. 3. Le plancton dans la nutrition des moules. Sci.Pêche Bull.Inst.Sci.Tech.Pêches Marit., (185):15 p.

Desgouille, A. et X. Caty, 1969 Les moules du Lazaret (Rade de Toulon). 1. Variations de croissance en différents points des parcs. Sci.Pêche Bull.Inst.Sci.Tech.Pêches Marit., (184):7 p.

Dodge, H., 1952 A historical review of the mollusks of Linneaus. Part 1. The classes Loricata and Pelecypoda. Bull.Am.Mus.Nat.Hist., 100(1):1-263

Ebling, F.J. et al., 1960 The ecology of Lough Ine. J.Ecol., 48(1):29-53

Field, I.A., 1922 Biology and economic value of the sea mussel, Mytilus edulis L. Bull.U.S.Bur.Fish., 38:127-259

Fox, D., 1936 The habitat and food of the California sea mussel. Bull.Scripps Inst.Oceanogr., (4):1-64

Fraga, F., 1956 Variación estacional de la composición química del mejillón (Mytilus edulis L.) Inv.Pesq., 4:109-25

Franc, A., 1960 Classe des bivalves. In Traité de Zoologie sous la direction de P.-P. Grassé. Paris, Masson Edit., Vol. 5(2):1885-2133

Furnestin, M. et al., 1966 Eléments de planctonologie appliquée. Rev.Trav.Inst.Sci.Pêches Marit., Nantes, 30(1/3):117-278

Galtsoff, P., 1938 Physiology of reproduction of Ostrea virginica. 1. Biol.Bull.Mar.Biol.Lab., Woods Hole, 74(3):461-86

_____, 1938a Physiology of reproduction of Ostrea virginica. 2. Biol.Bull.Mar.Biol.Lab., Woods Hole, 75(2):286-307

_____, 1940 Physiology of reproduction of Ostrea virginica. 3. Biol.Bull.Mar.Biol.Lab., Woods Hole, 78(1):117-35

Genovese, S., 1959 Sull'accrescimento di Mytilus galloprovincialis Lmk. Atti.Soc.Peloritana Sci.Fis.Mat. Nat., 5(1):27-45

Gomoiu, M., 1968 Comparative biometrical data of Mytilus galloprovincialis Lmk.from the shore and the deep of the Black Sea. Rev.Roum.Biol.(Zool.), 13(3):161-8

Hepper, B., 1957 Notes on Mytilus galloprovincialis Lmk.in Great Britain. J.Mar.Biol.Assoc.U.K., 36(1):33-40

Hrs-Brenko, M., 1968 Biometrical analyses of the mussel, Mytilus galloprovincialis Lmk.along the eastern coast of the Adriatic. Thalassia Yugosl., 4:1-23

Jensen, A. et E. Sakshaug, 1970 Producer-consumer relations in the sea. 2. Correlation between Mytilus pigmentation and the density and composition of phytoplanktonic populations in inshore waters. J.Exp.Mar.Biol.Ecol., 5(3):246-53

Jørgensen, C., 1960 Efficiency of particule retention and rate of water transport in undisturbed lamellibranchs. J.Cons.Perm.Int.Explor.Mer, 26(1):94-116

Karandeeva, O.G., 1959 Several aspects of the metabolism of Modiola phaseolina and Mytilus galloprovincialis in anaerobic and postanerobic conditions. Tr.Sevastop.Biol.Stn., 11:238-52 (en Russe)

Kitching, J.A., J.F. Sloane et F.J. Ebling, 1959 The ecology of Lough Ine. 8. Mussels and their predators. J.Anim.Ecol., 28(2):331-41

Korringa, P., 1968 On the ecology and distribution of the parasitic copepod Mytilicola intestinalis Steuer. Bijdr.Dierkd., Leiden, 38:47-57

Kuenzler, E.J., 1961 Phosphorus budget of a mussel population. Limnol.Oceanogr., 6(4):400-15

Lamy, E., 1936 Révision des Mytilidés vivants du Muséum d'Histoire Naturelle. J.Conch., Paris, 80:66-363

Le Dantec, J., 1968 Ecologie et reproduction de l'huître portugaise (Crassostrea angulata Lamarck) dans le Bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde. Rev.Trav.Inst.Sci.Pêches Marit., Nantes, 32(3):241-362

Le Gall, P., 1969 Etude des moulières normandes: renouvellement, cycle, croissance. Thèse, Université de Caen, 71 p.

_____, 1971 Organogénèse de la gonade chez Mytilus edulis L. Haliotis, 1:31-2

Lewis, J.R. et H.T. Powell, 1961 The occurrence of curved and ungulate forms of the mussel Mytilus edulis L. in the British Isles and their relationship to M. galloprovincialis Lmk. Proc.Zool. Soc.Lond., 137(4):583-98

Lewis, J.R. et R. Seed, 1969 Morphological variations in Mytilus from S.W. England in relation to the occurrence of Mytilus galloprovincialis Lmk. Cah.Biol.Mar., 10:231-53

List, T., 1902 Die Mytiliden des Golfes von Neapel und der Angrenzen den Meeres - Abschnitte. Monogr. Flora Fauna, Neapel, (27):1-312

Lubet, P., 1955 Le déterminisme de la ponte chez les lamellibranches (Mytilus edulis L.). C.R.Hebd. Séances Acad.Sci., Paris, 241(2):254-6

_____, 1959 Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. Rev.Trav.Inst.Sci.Pêches Marit., Nantes, 23(3):384-548

_____, 1961 Rapport au gouvernement de la Yougoslavie sur l'ostréiculture et la mytiliculture. Rep.FAO/ETAP, (1334):55 p.

_____, 1963 Physiologie des moules. Bull.Soc.Sci.Vet.Med.Comp.Lyon, 65(1):31-62

_____, 1966 Essai d'analyse expérimentale des perturbations produites par les ablations des ganglions nerveux chez Mytilus edulis L. et Mytilus galloprovincialis Lmk. Ann.Endocrinol., Paris, 27(3):353-65

_____, 1968 Experimental data on the effects of removal of nerve ganglia of Pelecypods mollusks. In Invertebrates organ cultures, Documents on Biology. New York, Gordon and Breach Science Publishers, pp. 153-65

Lubet, P. et J. Chappuis, 1964 Etude de la filtration de l'eau chez Mytilus galloprovincialis Lmk. C.R.Soc.Biol., Paris, 158(11):2125-7

_____, 1966 Etude du débit palléal et de la filtration par une méthode directe chez Mytilus edulis et M. galloprovincialis. Bull.Soc.Linn.Normandie, 10(7):210-6

_____, 1967 Action de la température sur le rythme cardiaque de Mytilus edulis L. C.R.Séances Soc. Biol., Paris, 161(7):1544-7

Lubet, P. et C. Choquet, 1971 Cycles et rythmes sexuels chez les Mollusques bivalves et gastéropodes. Haliotis, 1(2):129-49

Lubet, P. et D. De Longcamp, 1970 Etude qualitative et quantitative du cycle annuel des lipides chez Mytilus edulis L. de la Baie de Seine. C.R.Soc.Biol., Paris, 163(5):1110-2

Lubet, P. et J. Lunetta, 1964 Influence de la température sur le rythme cardiaque des lamellibranches. J.Physiol., Paris, 56(3):396-7

Lucas, A., 1965 Recherches sur la sexualité des Mollusques Lamellibranches. Bull.Biol.Fr.Belg., 99(2):115-249

_____, 1972 Etude de la structure des prodissoconques de quelques mollusques bivalves. Bull.Soc. Zool.Fr., (sous presses)

Mahéo, R., 1970 Etude de la pose et de l'activité de sécrétion du byssus de Mytilus edulis L. Cah.Biol. Mar., 11(4):475-90

Masson, M., 1972 Etude de l'embryologie et de l'organogénèse de Mytilus edulis L. Bull.Soc.Linn.Normandie, (sous presses)

Mazières, J., 1963 Les coliformes dans les eaux marines et les huîtres. Application à l'hygiène ostréicole. Rev.Trav.Inst.Sci.Pêches Marit., Nantes, 21(1):3-111

_____, 1963a Importance et causes de l'auto-épuration microbienne des eaux et des huîtres d'estuaire. Sci.Pêche Bull.Inst.Sci.Tech.Pêches Marit., (119):1-9

Nelson, T. et J. Allison, 1940 On the nature and the action of Diantlin, a new hormone-like substance carried by the spermatozoa of the Oyster. J.Exp.Biol., 85(2):299-338

Palombi, A., 1935 Eugymnanthea inquilina, nuova leptomedusa derivante da un atecato idroide ospite interno di Tapes decussatus L. Pubbl.Stn.Zool.Napoli, 15(2):159-68

Pelseener, P., 1906 Mollusca. In A treatise of Zoology, by R. Lankester. Vol. 5. London, Adam & Charles Black

Péquignat, E., 1972 A kinetic and radiographic study of the direct assimilation of amino acids and glucose by the organs of mussels. Mar.Biol. (sous presses)

Pomeroy, L.R., 1954 The uptake and utilization of phosphate ions from sea water by the American oyster, Crassostrea virginica. Biol.Bull.Mar.Biol.Lab., Woods Hole, 107(1):123-9

Rattenbury, J.C. et W.E. Berg, 1954 Embryonic segregation during early development of Mytilus edulis. J.Morphol., 95:393-414

Read, K., 1962 Respiration of the bivalved molluscs Mytilus edulis L. and Brachyodontes demissus plicatus Lmk, as a function of size and temperature. Comp.Biochem.Physiol., 7:89-101

Renzoni, A., 1962 Comportamento di Mytilus galloprovincialis Lmk.ed Ostrea edulis L.in differenti condizioni ambientali sperimentali. Boll.Pesca Piscic.Idrobiol., 16(1):67-86

_____, 1964 Ricerche ecologiche e idrobiologiche su Mytilus galloprovincialis Lmk.nel Golfo di Napoli. Boll.Pesca Piscic.Idrobiol., 18(2):187-238

Ricci, E., 1957 Contribution à la biométrie, à la biologie et à la physico-chimie de la moule commune Mytilus galloprovincialis Lmk. Ann.Stn.Océanogr., Salammbô, 11:1-163

Ronkin, R.R., 1950 The uptake of radioactive phosphate by the excised gill of the mussel, Mytilus edulis. J.Cell.Comp.Physiol., 35:241-60

Seed, R., 1968 The factors influencing the shell shape in the mussel Mytilus edulis L. J.Mar.Biol.Assoc. U.K., 48:561-84

_____, 1969 The ecology of Mytilus edulis L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. 1. Breeding and settlement. Oecologia, Berl., 3:277-316

_____, 1969a The ecology of Mytilus edulis (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. 2. Growth and mortality. Oecologia, Berl., 3:317-50

_____, 1971 A physiological and biochemical approach to the taxonomy of Mytilus edulis L. and M. galloprovincialis Lmk from S.W. England. Cah.Biol.Mar., 12(3):291-322

Schlieper, C., 1957 Comparative study of Asterias rubens and Mytilus edulis from North Sea (30°/oo S) and western Baltic Sea (15°/oo S). Ann.Biol.Paris, 33(3/4):117-27

Soot-Ryen, T., 1955 A report on the family Mytilidae (Pelecypoda). Rep.Allan Hancock Pac.Exped., 20(1): 174 p.

Tammes, P. et A. Dral, 1956 Observations on the straining of suspensions by mussels. Arch.Neerl.Zool., 11:87-112

Uchida, T., 1964 Medusae of Eugymnanthea, an epizoic hydroid. Publ.Seto.Mar.Biol.Lab., 12(1):101-7

Walne, P.R., 1972 The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. J.Mar.Biol.Assoc.U.K., 52(2):345-74

Williams, C.S., 1969 The effect of Mytilicola intestinalis on the biochemical composition of the mussels. J.Mar.Biol.Assoc.U.K., 49(1):161-73

Wilson, J., 1885 Mytilus edulis, an account of its reproduction, segmentation of the egg and free young stages. Rep.Fish.Board Scotl., 5(App.F-4):247-56

EXPOSÉS SYNOPTIQUES DE DONNÉES BIOLOGIQUES INTÉRESSANT LA PÊCHE

Ce document fait partie d'une série d'études synoptiques de données biologiques portant sur les espèces d'organismes aquatiques d'importance économique. L'objectif premier de cette série est de faciliter aux biologistes des pêches l'accès à l'information existante en la présentant selon un plan standardisé et, ce faisant, d'attirer l'attention sur les lacunes existant dans nos connaissances. Nous espérons que les études de cette série seront utiles, non seulement à ceux qui entament des recherches sur les espèces considérées ou sur des espèces voisines, mais également, en favorisant l'échange de connaissances et en fournissant une documentation de base pour l'étude comparative des ressources halieutiques, à ceux qui travaillent déjà sur ces espèces. Ces études synoptiques sont remises à jour de temps en temps lorsque de nouvelles connaissances permettent la révision soit du document dans son ensemble, soit de certains chapitres.

Les séries de documents correspondants sont publiées sous les références suivantes:

FAO	Synopsis sur les pêches N° qui a remplacé depuis le 1er janvier 1963 Biology Synopsis No.	FIR/S FB/S
CSIRO	Fisheries Synopsis No.	DFO/S
USFWS/FAO	Fisheries Synopsis No.	NMF/S

Les informations présentées dans les synopsis publiés dans ces séries sont compilées suivant le schéma standardisé décrit dans le document FIb/SI Rev. 1 (1965)

La FAO, le CSIRO et l'USFWS cherchent à s'assurer la collaboration d'autres organisations et de chercheurs pour la préparation de synopsis portant sur des espèces qui leur sont familières et acceptent avec plaisir toute offre de participation à cette tâche. Des additions et des corrections aux synopsis déjà publiés sont également les bienvenues. Tout commentaire y compris des suggestions relatives à l'expansion du plan standardisé, ainsi que les demandes de renseignements doivent être adressés aux coordonnateurs et aux éditeurs des organisations qui publient ces ouvrages, à savoir:

USFWS:

Department of the Interior
Bureau of Commercial Fisheries
Office of Scientific Publications
Building 67, U.S. Naval Air Station
Seattle, Washington 98115, U.S.A.

FAO:

Fishery Resources Division
Marine Biology and Environment Branch
Food and Agriculture Organization
of the United Nations
Via delle Terme di Caracalla
00100 Rome, Italy

CSIRO:

Scientific Editor
CSIRO Division of Fisheries
and Oceanography
Box 21
Cronulla, N.S.W.
2230 Australia

La liste des espèces ou groupes couverts par les synopsis déjà publiés ou en cours de préparation est publiée de temps en temps. Les demandes d'exemplaires doivent être adressées à l'organisation qui a publié le synopsis correspondant.

Depuis janvier 1970 les exposés synoptiques suivants ont été publiés dans cette série:

DFO/S4	Synopsis of biological data on the rainbow prawn, *Parapenaeopsis sculptilis* (Heller, 1862)	1970
DFO/S5	Synopsis of biological data on the school prawn, *Metapenaeus macleayi* (Haswell, 1879)	1970
BCF/S4	Synopsis of biological data on chum salmon *Oncorhynchus keta*	Juillet 1970
FIRI/S80 Rev. 1	Synopsis of biological data on the eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758)	Octobre 1970
* FIRM/S91	Synopsis of biological data on *Crangon crangon*	Octobre 1970
* FIRM/S92	Synopsis of biological data on *Pandalus montagui*	Octobre 1970
* FIRM/S93	Synopsis of biological data on the Jumbo tiger prawn *Penaeus monodon* Fabricius, 1798	Octobre 1970
* FIRM/S94	Synopsis of biological data on the Indian prawn *Penaeus indicus* H. Milne Edwards, 1837	Octobre 1970
* FIRM/S95	Synopsis of biological data on the prawn *Pandalus platyceros* Brandt, 1851	Octobre 1970
* FIRM/S96	Synopsis of biological data on the penaeid prawn *Solenocera indica* Nataraj, 1945	Octobre 1970
* FIRM/S97	Synopsis of biological data on the penaeid prawn *Metapenaeus dobsoni* (Miers, 1878)	Octobre 1970
* FIRM/S98	Synopsis of biological data on the penaeid prawn *Metapenaeus affinis* (H. Milne Edwards, 1837)	Octobre 1970

* FIRM/S99	Synopsis of biological data on the ocean shrimp *Pandalus jordani* Rathbun, 1902	Octobre 1970
* FIRM/S100	Sinopsis sobre la biología del camarón blanco *Penaeus schmitti* Burkenroad, 1936	Octobre 1970
* FIRM/S101	Synopsis of biological data on the white shrimp *Penaeus setiferus* (Linnaeus, 1767)	Octobre 1970
* FIRM/S102	Synopsis of biological data on the brown shrimp *Penaeus aztecus aztecus* (Ives, 1891)	Octobre 1970
* FIRM/S103	Synopsis of biological data on the pink shrimp *Penaeus duorarum duorarum* Burkenroad, 1939	Octobre 1970
* FIRM/S104	Synopsis of biological data on the penaeid prawn *Metapenaeus monoceros* (Fabricius, 1798)	Octobre 1970
* FIRM/S105	Synopsis of biological data on the penaeid prawn *Metapenaeus brevicornis* (H. Milne Edwards, 1837)	Octobre 1970
* FIRM/S106	Synopsis of biological data on the penaeid prawn *Parapenaeopsis stylifera* (H. Milne Edwards, 1837)	Octobre 1970
* FIRM/S107	Sinopsis sobre la biología del camarón nailon *Heterocarpus reedi* Bahamonde, 1955	Octobre 1970
DFO/S6	Synopsis of biological data on the greentail prawn *Metapenaeus bennettae* Racek and Dall, 1965	1970
DFO/S7	Synopsis of biological data on the eastern king prawn *Penaeus plebejus* Hess, 1865	1970
DFO/S8	Synopsis of biological data on the banana prawn *Penaeus merguiensis* de Man, 1888	1970
FIRM/S82	Synopsis of biological data on North Atlantic sandeels of the genus Ammodytes (*A. tobianus*, *A. dubius*, *A. americanus* and *A. marinus*)	Novembre 1970
FIRM/S83	Synopsis of biological data on *Saccorhiza polyschides*	Octobre 1970
NMFS/S79	Synopsis of biological data on Pacific Ocean perch, *Sebastodes alutus*	Décembre 1970
FIRM/S38 Rev. 1	Synopsis of biological data on knobbed wrack *Ascophyllum nodusum* (Linnaeus) Le Jolis	Décembre 1970
FIRM/S84	Synopsis of biological data on haddock *Melanogrammus aeglefinus* (Linnaeus, 1758)	Décembre 1971
FRm/S87	Synopsis of biological data on *Laminaria hyperborea*	Décembre 1971
FIRM/S85	Synopsis of biological data on the green turtle *Chelonia mydas* (Linnaeus) 1758	Décembre 1971
FIRM/S88	Exposé synoptique des données biologiques sur la moule *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck 1819)	Décembre 1972

* Publiés dans les Actes de la Conférence scientifique mondiale sur la biologie et l'élevage des crevettes, Mexico, Mexique, 12-21 juin 1967.